Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

Die Stirnaugen der Ameisen.

Mit 4 Tafeln und 29 Abbildungen im Text.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

Hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

C. Julius Caesar
aus Erfurt.

Freiburg i. Br. 1912.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

Die Stirnaugen der Ameisen.

Mit 4 Tafeln und 29 Abbildungen im Text.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

Hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

ACAD. LUDW. BAT. BIBL.

vorgelegt von

C. Julius Caesar
aus Erfurt.

Freiburg i. Br. 1912.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen
am 17. Februar 1911.

Dekan: Geh. Hofrat Prof. Dr. Himstedt.
Referent: Se. Excellenz Prof. Dr. Weismann.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 35. Abt. f. Anatomie. 1912.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 1
II. Material und Methoden 2
III. Allgemeines über Ameisenstirnaugen 6
A. Vorkommen, Zahl, Richtung etc. 6
B. Morphologischer Bau 9
1. Linse 9
2. Corneagene Schicht 11
3. Retina 13
4. Nervus opticus 15
IV. Spezielle Untersuchung der Ocellen von 15
A. Camponotinen 17
B. Myrmicinen 35
C. Dolychoderinen 48
V. Entwicklungsgeschichte der Ameisenocellen 49
VI. Zusammenfassung und Vergleichung der verschiedenen Ocellenformen 63
VII. Phylogenie der Rückbildung und Bedeutung der Ocellen . . 69

I. Einleitung.

Die Stirn- oder Punktaugen der Insecten sind in den letzten Jahren der Gegenstand einer ganzen Reihe von Untersuchungen gewesen, denen wir heute eine ziemlich gute Klärung des feineren Aufbaues und der Entwicklung dieser noch rätselhaften Organe bei den Hauptvertretern der einzelnen Insectengruppen zu verdanken haben. Und zwar sind da neben den Arbeiten älterer Forscher, wie GRENACHER (1879), CARRIÈRE (1885), PATTEN (1887, 1888), von neueren Untersuchungen vor allem die von REDIKORZEW (1900), HESSE (1901), SEILER (1905), LINK (1909) zu nennen. Trotz all dieser Arbeiten bleibt aber nach wie vor die Frage nach der eigentlichen Bedeutung und der Funktion der Stirnaugen oder, wie man sie mit anderem Namen nennt, der Insectenocellen ungelöst, da auch die experimentellen Untersuchungen von PLATEAU (1888), FOREL (1900—1901) u. A. keine sicheren Ergebnisse für eine genügende Beantwortung dieser Frage brachten. Einen Schritt vorwärts scheint jetzt die Feststellung und besondere Betonung der Tatsache zu bedeuten, daß eine mehr oder minder gute Ausbildung der Ocellen in einem ganz bestimmten Verhältnis steht zu der mehr oder minder schnellen Art der Fortbewegung eines Insects und wiederum ganz besonders sich richtet nach der Art des Flugvermögens des betreffenden Tieres. Dieser Umstand ist zwar schon lange bekannt, man wußte, daß, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, fast nur fliegende Insecten mit Ocellen ausgerüstet sind, erst neuerdings aber gibt LINK auch eine genaue morphologische Feststellung dieser Verhältnisse, indem er in verschiedenen Fällen Unterschiede in der Ausbildung der Punktaugen bei Männchen und Weibchen ein und derselben Art fand bei Insecten, deren Geschlechter sich durch ein ungleiches Flugvermögen auszeichnen. Und während alle bisherigen Arbeiten sich nur mit wohlausgebildeten Ocellen beschäftigten, gibt LINK auch eine genaue Beschreibung und Abbildung eines stark reduzierten Stirnauges bei einer bisher als ocellenlos beschriebenen Heuschrecke, *Orphania denticauda*, das er gelegentlich seiner Untersuchungen zufällig entdeckte. Außer ihm soll nur noch RADL in einer kurzen Mitteilung reduzierte Stirnaugen, und zwar von Tipuliden, beschrieben haben, eine Arbeit, die mir jedoch leider trotz mancher Bemühung unzugänglich blieb. Und doch ist das Vorkommen reduzierter und rudimentärer Ocellen nicht so vereinzelt, denn gerade die Stirnaugen sind Organe, die so mannigfache Grade der Ausbildung zeigen wie

vielleicht kaum ein anderes Sinneswerkzeug der Insecten, Organe, die oft bei einer Art auf das vollkommenste entwickelt, bei den nächsten Verwandten stark reduziert, ja oft ganz rudimentär sind, Organe, die dergleichen Verhältnisse sogar innerhalb ein und derselben Art bei den verschiedenen Geschlechtern zeigen können. Eine genaue Untersuchung nahe verwandter Arten, die dergleichen Verhältnisse aufweisen und deren Stirnaugen in verschiedenem Grade reduziert oder rudimentär sind, scheint mir daher bei dem jetzigen Stande der Ocellenfrage wünschenswert zu sein, einmal weil sie uns zeigen, wie eine solche Reduktion morphologisch sich gestaltet, und weil andrerseits unter Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse es möglich erscheint, aus der Art der Faktoren, die eine Reduktion veranlassen, rückzuschließen auf die Bedeutung und die Funktion der Ocellen. Die Familie der Ameisen ist für eine derartige Untersuchung wohl am geeignetsten, da gerade die Ameisen je nach Art und je nach Kaste eine sehr verschiedenartige Ausbildung der Stirnaugen aufweisen und ferner auch ihre Biologie sehr gut bekannt ist.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Weismann bin ich daher zu großem Dank verpflichtet, daß er meine Aufmerksamkeit auf dieses Gebiet lenkte, und sage ihm gleichzeitig Dank für das freundliche Interesse, mit dem er meine Untersuchungen verfolgte. Zu großem Dank fühle ich mich auch verbunden den Assistenten des Zoologischen Instituts zu Freiburg i. Br., Herren Prof. Dr. Schleip und Dr. Kühn, für die mannigfache Hilfe und die vielen Ratschläge, die sie mir während meiner Arbeit zuteil werden ließen.

II. Material und Methode.

Als Material zur Untersuchung konnten von den 5 Unterfamilien der Ameisen nur Vertreter der 3 bei uns heimischen Gruppen der Camponotinen, der Myrmicinen sowie eine Art der Dolychoderinen herangezogen werden. Und zwar sind es folgende Arten:

I. Unterfamilie *Camponotinae.*

1. *Formica pratensis* de Geer ♂, ♀, ☿
2. — *rufa* L. ♂, ♀, ☿
3. — *truncicola* Nyl. ♂, ♀, ☿
4. — *sanguinea* Latr. ♂, ♀, ☿
5. — *fusca* L. ♂, ♀, ☿
6. — *cinerea* Mayr ☿

7. *Formica gagates* LATR. ☿
8. *Lasius fuliginosus* LATR. ♂, ♀, ☿
9. — *niger* L. ♂, ♀, ☿
10. — *bruneus* LATR. ♂, ♀, ☿
11. — *emarginatus* OLIVIER ☿
12. — *flavus* FABR. ♂, ♀, ☿
13. *Camponotus ligniperdus* LATR. ♂, ♀, ☿
14. — *herculeanus* L. ♀, ☿

II. Unterfamilie *Myrmicinae.*

15. *Myrmica rubida* LATR. ♂, ♀, ☿
16. — *ruginodis* NYL. ♂, ♀, ☿
17. — *laevinodis* NYL. ♂, ☿
18. — *rugulosa* NYL. ☿
19. — *lobicornis* NYL. ♂, ♀, ☿
20. — *scabrinodis* NYL. ♀, ☿
21. *Tetramorium caespitum* L. ♂, ♀, ☿
22. *Leptothorax acervorum* FABR. ☿
23. *Solenopsis fugax* LATR. ♂, ♀, ☿
24. *Messor barbarus* ♃, ☿

III. Unterfamilie *Dolichoderinae.*

25. *Tapinoma erraticum* LATR. ♀, ☿

Davon stammt die Art *Messor*, die ich der Liebenswürdigkeit meines Freundes J. v. KLODNITZKY verdanke, von der Riviera, alle übrigen sammelte ich selbst im Laufe des Sommers 1909 im südlichen Schwarzwald. Die erbeuteten Tiere wurden dekapitiert und die Köpfe fast ausschließlich fixiert mit der von PETRUNKEWITSCH angegebenen Modifikation des GILSON'schen Sublimatgemisches, das heiß angewandt sehr gute Resultate ergab; ausgewaschen wurde mit Iodalkohol und die Köpfe aufbewahrt in 70 % Alkohol. Gelegentlich wurden auch Chromessigsäure (nach REDIKORZEW), Pikrinschwefelsäure und CARNOY's Gemisch zur Fixierung verwendet, die ebenfalls befriedigende Resultate lieferten. Die Anfertigung von vollständigen Schnittserien war mit großen Schwierigkeiten verknüpft, da die Kleinheit der Objekte es meist nicht gestattete, das harte Chitin des Kopfes und ganz besonders das der Linse nach einer der Methoden, wie sie von REDIKORZEW, HESSE, LINK verwendet und angegeben sind, beim Schneiden auszuschalten. Es mußten deshalb die Köpfe mit vollständig erhaltenem Chitin geschnitten werden; erleichtert wurde dies ganz bedeutend durch die

Verwendung einer kombinierten Einbettungsmethode mit Celloidin-Paraffin. Meist nahm ich dazu nur eine sehr schwache 1 % Celloidinmischung, da bei stärkerer Konzentration der Lösung die Streckung der Schnitte oft mangelhaft blieb. Für die Köpfe der größeren Arten und die der Weibchen, welche sich durch ein besonders dickes und hartes Chitin auszeichnen, mußte ich allerdings eine konzentriertere Mischung in Anwendung bringen. Dies erreichte ich, indem ich die Lösung mit den in sie eingelagerten Köpfen durch Verdunsten des Alkohols und Athers allmählich stärker konzentriert werden ließ, wodurch ich leicht imstande war, die für jede Art geeignetste Konzentration herzustellen. Durch gleichzeitige Verwendung von Köpfen frisch ausgeschlüpfter Tiere, deren Chitin ja noch nicht vollkommen erhärtet ist, war es dabei möglich die Objekte in lückenloser Serie bis zu 5 μ und in vereinzelten Fällen selbst darunter zu schneiden, in der Regel wurden die Schnitte jedoch in einer Stärke von 7,5 μ hergestellt. Zur Kontrolle wurden in jedem Falle aber auch Köpfe älterer Tiere in Schnitte zerlegt. Es wurden Sagittal-, Horizontal- und auch Frontalschnitte angefertigt. Dabei verstehe ich unter einem Frontalschnitt einen solchen, dessen Schnittfläche parallel der Vorderfläche des Kopfes verläuft, unter Horizontalschnitt dagegen eine Schnittrichtung, die, zur Sagittalebene senkrecht stehend, mit der Frontalebene aber einen Winkel bildend, beide Lateralocellen und deren Nerven zugleich trifft, eine Schnittrichtung, die bei der normalen leicht abwärts geneigten Kopfhaltung der lebenden Ameise etwa mit der Horizontalebene zusammenfällt. Am vorteilhaftesten erwiesen sich die Sagittalschnitte; brauchbare Schnitte dieser Art setzen zwar eine sehr genaue Orientierung des Objekts beim Schneiden voraus, liefern dafür aber auch, wenigstens vom mittleren Ocellus, Bilder, die denen von Horizontalschnitten an Klarheit, Übersichtlichkeit und Vergleichswert weitaus vorzuziehen sind. Gefärbt wurden die Präparate meistens mit Delafield's Hämatoxylin und Nachfärbung mit Eosin. Für das Studium der feineren histologischen Verhältnisse und vor allem für die Erkennung der Stäbchen erwies sich dagegen Heidenhain's Eisenhämatoxylin bei Vorfärbung mit Bordeauxrot als die brauchbarste Färbungsmethode. Zum Depigmentieren verwendete ich endlich die Mischungen von Grenacher oder von Seiler, die beide gute Resultate lieferten.

III. Allgemeines über die Ameisenstirnaugen.

A. Vorkommen, Zahl, Richtung etc.

Wie die meisten Hymenopteren besitzen auch die Ameisen, wenn sie überhaupt Stirnaugen aufweisen, dieselben nur während ihres Imagozustandes und zwar bei stets gleichzeitiger Anwesenheit von Facettenaugen. Schon äußerlich zeigen die Ocellen der Formiciden in bezug auf ihr Vorkommen und ihre Ausbildung bei den einzelnen Arten und Kasten ein sehr wechselndes Verhalten. Immer vorhanden und meist wohlentwickelt sind die Punktaugen bei den ♂♂. Fast die gleichen Grade der Ausbildung zeigen die Ocellen noch bei den ♀♀, doch gibt es hier schon eine ganze Reihe von Arten, besonders unter den Dorylinen und Ponerinen, deren ♀♀ eine Reduktion oder selbst ein völliges, wenigstens äußerliches, Fehlen der Stirnaugen aufweisen. Die Punktaugen der ☿☿ sind dagegen stets mehr oder minder stark reduziert, sehr häufig fehlen sie überhaupt vollständig. So gehen sie den ☿☿ aller europäischen Myrmicinen ab, unter unseren Camponotinen der Art *Camponotus* und anderen, während sie wiederum bei *Formica, Polyergus, Lasius* sich finden. Die Zahl der Stirnaugen beträgt meistens 3, in einer ganzen Anzahl von Fällen, sowohl bei ♀♀ als auch bei ☿☿ und ♃♃, ist nur ein einziger, dann median gestellter Ocellus vorhanden; bei den Übergangsformen zwischen ♀♀ und ☿☿ kommen auch, wie es z. B. in Textfig. B[1] *f* u. *g* zu sehen ist, nur 2 Ocellen vor. Die beiden sogenannten Lateralocellen der ☿☿ von *Eciton* sind dagegen keine eigentlichen Stirnaugen, sondern reduzierte Facettenaugen, da in ihnen Reste von Krystallkegeln nachgewiesen werden konnten (WHEELER, 1902). Angeordnet sind die Ocellen auf dem hinteren Teile der Stirnplatte, wo sie an ihren glashellen Linsen, die von der sie umgebenden pigmentierten Cuticula meist scharf abstechen, leicht erkennbar sind. Die Stirnaugen der ♂♂ liegen dazu gewöhnlich auf stark buckelförmigen Auftreibungen der Stirnplatte, wie es z. B. sehr deutlich in Textfig. A*a* am Kopfe des ♂ von *Formica pratensis* zu sehen ist. Sind nun die Punktaugen in der Dreizahl vorhanden, was ja die Regel ist, so bilden sie in ihrer gegenseitigen Stellung ein Dreieck, dessen vordere Spitze vom Medianocellus, der genau in der Sagittalebene des Kopfes liegt, dessen seitliche Ecken von den beiden Lateralocellen gebildet werden. Gerichtet ist der Medianocellus nach vorn und oben, die beiden seitlichen Stirnaugen

nach der Seite und oben und auch leicht nach vorn. Diese Richtung erkennt man auf Schnitten daran, daß die einzelnen Ocellen nicht genau senkrecht zur Stirnplatte stehen, sondern daß ihre Achsen mit jener einen Winkel bilden, der occipitalwärts immer mehr oder minder kleiner ist als der entsprechende rostral gelegene. Als Achse eines Ocellus möchte ich dabei jene leicht gebogene Linie bezeichnen, die man sich durch die Mitten der äußeren Linsenwölbung und die der inneren am stärksten einwärts gewölbten Linsenfläche sowie durch die Mitten der Retina und des Nervus opticus gelegt denken kann, wobei ich es allerdings dahingestellt sein lassen muß, ob diese rein morphologische Achse zugleich auch die optische des Stirnauges darstellt.

Jeder Ocellus ist nun in sich selbst vollkommen symmetrisch gebaut, und zwar ist für das mittlere Stirnauge die Sagittalebene, für einen Lateralocellus dagegen Symmetrieebene jene Ebene, die durch die Stellen stärkster Breite der Iris occipital und rostral sowie durch den Nerven des betreffenden Auges verläuft. Wenn Redikorzew dagegen meint, daß nur das mittlere Stirnauge vollkommen symmetrisch gebaut sei, die beiden seitlichen aber nicht, und er diese Behauptung gerade unter Bezugnahme auf seine Bilder auch für *Apis mellifica* aufstellt, so ist er damit im Irrtum. Sein Fehler erklärt sich daraus, daß er nur Horizontalschnitte in den Kreis seiner Betrachtung zog und daß er dadurch verleitet wurde, mit einem Schnitt des lateralen Ocellus, der ungefähr in dessen Symmetrieebene verläuft, einen Schnitt des medianen zu vergleichen, der senkrecht zu dessen Symmetrieebene geführt ist. So glaubt Redikorzew seine Ansicht vor allem auch an der Form der Linse bestätigt zu finden, die auf seinen Horizontalschnitten am Medianocellus vollkommen symmetrisch gebaut ist, während sie bei der gleichen Schnittführung an den Lateralocellen asymmetrisch erscheint. Letzteres äußert sich nach Redikorzew ganz besonders an der Form des nach der Retina gerichteten Segments der lateralen Linsen, „das auf Horizontalschnitten des Kopfes mehr oder weniger dreiecksartig erscheint, da es medianwärts sehr stark vorspringt und sich von da gegen aussen allmählich abflacht“. Hätte Redikorzew nun auch Sagittalschnitte zur Untersuchung herangezogen, dann würde er auch für *Apis* gefunden haben, wie ich bei den Ameisen, daß die Linse des Medianocellus genau die gleiche asymmetrische, „dreiecksartige“ Form zeigt wie auf seinen Horizontalschnitten die Linsen der Lateralocellen. Er würde ferner

gefunden haben, daß dann auch die Linsenform der seitlichen Stirnaugen mehr oder minder symmetrisch erscheint, je mehr oder weniger die Schnittrichtung gerade senkrecht zur Symmetrieebene eines jeden Lateralocellus verläuft. Der Vergleich von Frontalschnitten durch die einzelnen Stirnaugen, die ja ein jedes der Quere nach durchschneiden, zeigt ebenfalls den vollkommen bilateral-symmetrischen Bau eines jeden Punktauges und zeigt auch, wenigstens bei den mir zur Verfügung stehenden Arten, daß keinerlei Größenunterschiede zwischen dem mittleren und den seitlichen Stirnaugen vorhanden sind. Es zeigt sich mithin, um es noch einmal zusammenzufassen, daß, wenigstens bei den von mir untersuchten Ameisenocellen, eine vollkommene Übereinstimmung sowohl in bezug auf den gleichen bilateral-symmetrischen Bau als auch in bezug auf die Größe zwischen mittlerem und seitlichen Stirnaugen vorhanden ist und daß sie sich nur durch die verschiedene Stellung ihrer Achse zur Stirnplatte voneinander unterscheiden. Bemerken möchte ich jedoch, daß ich nicht daran zweifle, daß es gerade bei den Ameisen Zwischenformen zwischen den Arten mit 3 Ocellen und denen, die nur noch einen einzigen besitzen, geben mag, die dann natürlich mehr oder minder beträchtliche Größenunterschiede zwischen dem mittleren und den seitlichen Punktaugen aufweisen werden, Verhältnisse, wie wir sie ja ähnlich, wie ich weiter unten ausführen werde, auch bei den stark reduzierten Ocellen der *Myrmica*-☿☿ vorfinden. Das Querschnittsbild selbst eines Ocellus stellt, von der Linse abgesehen, nicht eine kreisrunde Fläche, sondern eine Ellipse dar, deren kleinere Achse von dem queren Durchmesser des Stirnauges in der Symmetrieebene gebildet wird, so daß also die größere Achse in den Querdurchmesser der Stirnplatte zu liegen kommt. Diese Art des Aufbaues der zelligen Teile des Ocellus äußert sich natürlich auch auf Sagittal- und Horizontalschnitten, und zwar derart, daß der quere Durchmesser der Retina bzw. des Sehnerven in der Symmetrieebene, der „Längsdurchmesser", wie ich ihn kurz nennen will, bedeutend kleiner ist als der entsprechende „Querdurchmesser" in der darauf senkrecht stehenden Schnittrichtung. Diese Verhältnisse werden für den Medianocellus noch dadurch etwas verändert, daß der Nerv desselben sich in seinem proximalen Ende in zwei Äste gabelt, die oft mehr oder minder weit auseinanderweichen, ein Umstand, der auch bedingt, daß auf genau sagittalen Schnitten durch das mittlere Punktauge dasselbe in keinerlei Verbindung mit dem Gehirn zu stehen scheint.

B. Morphologischer Bau.

Über den feineren Bau der Ameisenocellen sind keinerlei Angaben in der Literatur aufzufinden, deshalb werde ich, bevor ich die genaueren Verhältnisse bei den einzelnen Arten und deren Kasten erörtere, zunächst die allen Formiciden gemeinsamen histologischen Grundbestandteile der Stirnaugen im Zusammenhang besprechen. Da nun aber die Ameisen in diesem Punkte eine weitgehende Übereinstimmung mit den Verhältnissen zeigen, wie sie von Grenacher und Hesse bei *Vespa* resp. *Crabro*, von Redikorzew bei *Apis* gefunden und beschrieben sind, so werde ich mich kurz fassen und besonders das hervorheben, was hier nach meinen Befunden anders gestaltet ist.

Wie bei allen Hymenopteren baut sich auch bei den Ameisen der Ocellus aus vier Teilen auf: der Linse, der Glaskörperzellenschicht, der Retina und dem Nervus opticus; eine dünne kernhaltige Membran umhüllt dazu nach innen alle zelligen Teile des Stirnauges.

Die Linse.

Die Linse ist ein Teil der allgemeinen Körpercuticula und stellt lediglich eine lokale Verdickung derselben dar. Während jene aber immer pigmentiert ist oder wenigstens eine mehr oder minder breite Pigmentzone enthält, ist sie völlig ungefärbt, von glasheller Beschaffenheit und grenzt sich dadurch ziemlich scharf an ihren Übergangsstellen von jener ab. Sie ist nicht immer gleichmäßig in das Niveau der Stirnplatte eingefügt, sondern in der Regel etwas geneigt dazu, so daß sie außen rostral einen Winkel mit ihr bildet, der bei den ♂♂ bedeutende Grade erreichen kann, occipital geht jedoch die Cuticulaoberfläche immer ganz allmählich, ohne irgendwelche Knickung, in die äußere Linsenwölbung über. Die Form der Linse ist, wie schon oben erwähnt, sowohl beim Median- als auch den Lateralocellen einer Art immer die gleiche bilateral-symmetrische. Nach außen wird die Linse von einer ziemlich regelmäßig gebauten Wölbung begrenzt, die etwa einem Teil einer Kugeloberfläche entspricht. Die Form der inneren Linsenbegrenzung ist im allgemeinen komplizierter. Auf Schnitten in der Symmetrieebene zeigt sie sich meist in Gestalt der bekannten, schon oben erwähnten, tiefen, mehr oder minder dreiecksartigen Einbuchtung, d. h. die Wölbung steigt occipital schnell zur Stelle stärkster Einbuchtung an, um von da nach

rostral hin ganz allmählich zur Cuticula zu verlaufen. Auf Schnitten senkrecht zur Symmetrieebene zeigt die Linse meist ebenfalls eine starke Einbuchtung, ihre Form ist aber ganz symmetrisch, indem eine gewöhnlich flach kugelförmige Wölbung auf beiden Seiten gleichmäßig, und zwar meist ziemlich steil, zur Cuticula abfällt und dadurch oft mit jener eine tiefe Furche beiderseits bildet. Besser als jegliche Beschreibung können natürlich Abbildungen diese Verhältnisse erläutern, ich weise deshalb hin auf die Fig. 1 und die Textfig. B, welche die Linse des *pratensis*-♂ sowohl im Längs- als auch im Querschnitt zeigen.

Eine scharfe Zweiteilung der Linse in einen äußeren und einen inneren Abschnitt, wie ihn Hesse für *Crabro* beschreibt und wie es nach Grenacher's Zeichnungen auch bei *Vespa* angedeutet zu sein scheint, konnte ich bei den Ameisen nirgends finden. Redikorzew behauptet etwas Ähnliches, indem er die drei Schichten, aus denen sich bei *Apis* die Cuticula aufbaut, auch in der Linse wiederzufinden glaubt, wobei er allerdings gleich bemerkt, daß er in ihr seine zweite Schicht kaum von der innersten abgrenzen kann. Auch dieser Ansicht kann ich mich für die Ameisenlinsen nicht anschließen, auch schon aus dem Grunde nicht, weil die Cuticula bei den Formiciden durchaus nicht immer aus drei Schichten sich aufbaut. Wohl haben wir bei allen Ameisenarbeiterinnen den gleichen Aufbau der Cuticula, wie ihn Redikorzew eben für die Arbeitsbiene beschreibt, eine dünne äußere stark lichtbrechende Schicht, die gleichmäßig sowohl Cuticula als auch Linse überzieht, darauf folgt eine zweite pigmentierte Zone und zu innerst endlich eine dritte unpigmentierte Schicht. Für die Ameisenweibchen sind diese Verhältnisse jedoch insofern schon verändert, als die mittlere Schicht gewöhnlich tief dunkelbraun pigmentiert ist, während die innere Zone ebenfalls eine Pigmentierung, aber von hellbrauner Farbe aufweist. Bei den ♂♂ endlich besteht die Cuticula nur aus zwei Schichten, jener äußeren dünnen stark lichtbrechenden Zone und einer einzigen übrigen, fast immer tief dunkel pigmentierten Schicht. (Vgl. auch Fig. 1, 2, 3.) Findet sich also eine Zusammensetzung der Ameisenlinsen aus gröberen Teilstückchen nicht, so konnte ich doch feststellen, daß auch hier, wie bei so vielen Ocellen, die Linse sich aus lauter kleinen sehr feinen Lamellen aufbaut, Lamellen, wie man sie auch in der Cuticula findet. Diese feinen zu einander konzentrisch angeordneten Lamellen sind in unseren Linsen gewöhnlich sehr schwer und nur bei sehr starker Vergrößerung zu erkennen. Und zwar müssen diese

feinen Lamellen in bezug auf ihre Zusammensetzung einander nicht gleichwertig sein, ihre Konsistenz muß von außen nach innen zu allmählich abnehmen. Dies muß man schließen aus ihrem Verhalten einmal bei der Fixierung und andrerseits bei der künstlichen Färbung. Bei der Härtung treten nämlich in den innersten Linsenteilen Erscheinungen auf, die man nur durch Schrumpfung erklären kann, während die äußeren Linsenpartien immer unverändert bleiben, ein Verhältnis, das schon Grenacher bekannt war. Bei der künstlichen Färbung endlich, z. B. mit Delafield's Hämatoxylin und mit Eosin, verhalten sich die einzelnen Lamellen ebenfalls verschieden, die äußersten Schichten tingieren sich leicht bläulich, dann nehmen sie Eosin auf, und zwar am intensivsten in den innersten Lamellen.

Corneagene Schicht.

An die Linse schließt sich nach innen zu ohne irgendwelchen Zwischenraum die corneagene oder Glaskörperzellenschicht an, deren Zellen bei der Entwicklung des Ocellus die Linsenbildung besorgt haben. Sie ist bei den Ameisen im Gegensatz zu so manchen anderen Insectenocellen selbst bei sehr alten Tieren immer noch von ziemlicher Breite und nur selten schmäler als die zugehörige Hypodermis. Sie ist einschichtig und setzt sich zusammen aus etwa kubischen Zellen mit ovalem, oft sehr länglich ovalem Kern, der eine sehr konstante und typische Anordnung des Chromatins aufweist. Dieses ist peripher an der Kernmembran in einzelnen Körnchen verteilt und bewirkt dadurch eine große Ähnlichkeit des Kernes mit den sog. Radspeichenkernen der menschlichen Erythroblasten. Sowohl das Protoplasma wie auch die Kerne der corneagenen Schicht sind durch eine gleiche starke Färbbarkeit sowohl bei der Tingierung mit Delafield's Hämatoxylin als auch bei der mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin ausgezeichnet.

An ihren Übergangsstellen zur gewöhnlichen Hypodermis verbreitert sich die corneagene Zellschicht gewöhnlich, und zwar an ganz bestimmten Stellen, zur sogenannten Iris, wie Redikorzew diese Bildung benannt hat. Diese Iris ist ebenfalls einschichtig und besteht aus langen schmalen Zellen mit länglichovalen Kernen, die eine gleiche Chromatinverteilung aufweisen wie die Kerne der Glaskörperzellenschicht. Während Hesse und Grenacher bei *Vespa* bzw. *Crabro* und auch Redikorzew bei *Apis* eine starke Pigmentierung dieser Iris beschreiben, kann ich bei den untersuchten Ameisenarten nirgends dergleichen auffinden. Nicht allseitig besteht eine derartige Iris-

bildung an den Übergangsstellen der corneagenen Schicht zur Hypodermis. Auf Frontalschnitten durch einen Ocellus stellt sie sich dar als zwei gleichseitige sphärische Dreiecke, die mit ihren Spitzen in der Symmetrieebene und von der Retina entfernt liegen, während ihre gebogenen Basen die Retina umgreifen. Das rostral gelegene Dreieck ist gewöhnlich bedeutend größer als das occipitale, welches sehr flach ist. Auf anders gerichteten Schnitten durch ein Stirnauge zeigen sich diese Verhältnisse so, daß in der Symmetrieebene die Breite der Iris rostral und occipital am stärksten ist und von da ab in den folgenden Schnitten um so kleiner wird, je weiter sie von der Symmetrieebene entfernt liegen. Auf Schnitten senkrecht zur Symmetrieebene findet man deshalb kaum eine Andeutung einer Iris mehr.

Während Grenacher und Redikorzew diese Iris lediglich für einen Lichtschutz halten, spricht Hesse die Vermutung aus, daß es sich hier um eine Art von Nebenretina handeln möchte, ähnlich dem sogenannten Greeff'schen Organ der Alciopiden. Er stützt seine Ansicht besonders auf das Vorkommen einer eigenartigen Fibrillenstruktur in den Iriszellen, die um den Kern herum aufgesplittert sich im distalen und proximalen Teile der Iriszelle wieder vereinigen. Wie ich später auch durch direkte Beobachtung feststellen konnte, handelt es sich hier bei den Ameisenlinsen, wie schon die Lage es wahrscheinlich macht, an den Stellen, wo eine Iris ausgebildet ist, um Gegenden der Linsenbegrenzung, an denen, aus irgendwelchen Gründen, überhaupt kein Licht in das Innere des Kopfes eintreten kann. Schon hier möchte ich deshalb auf einige morphologische Tatsachen hinweisen, die für mich schon allein genügen, um gegen eine Deutung der Iriszellen als Sehzellen zu sprechen. Das ausschlaggebende Moment ist dabei meiner Meinung nach der Umstand, daß den Iriszellen das notwendige Attribut einer Sinneszelle, nämlich eine den Reiz zentralwärts leitende Struktur, fehlt, die auch Hesse, wie er selbst zugibt, nicht einwandsfrei nachweisen kann. Ferner scheint mir gegen eine derartige Auffassung zu sprechen die Tatsache, daß die Iris die gleiche Färbbarkeit, die gleiche Kernform wie die corneagene Schicht besitzt, daß sie ferner ganz allmählich ohne scharfe Grenze aus jener hervorgeht, endlich auch der Umstand, daß Glaskörperzellenschicht und Iris entwicklungsgeschichtlich die gleiche Bedeutung haben, nämlich die, die Linsenmasse zu bilden. Die Tatsache, daß diese Iris bei anderen Insectenocellen sehr stark pigmentiert ist, spricht ebenfalls für eine Deutung der Iris als

Lichtschutzeinrichtung, da sie dann wohl an Stellen der Linse anliegt, wo sie eben durch ihre tiefe Pigmentierung das Eindringen von Licht in die inneren Teile des Kopfes verhindern muß.

Retina.

Auf die corneagene Schicht folgt nach innen zu die Retina, die sich aus den Sehzellen und einzelnen Stützzellen zusammensetzt. Man kann in ihr zwei Zonen, eine distale völlig pigmentlose und eine proximale pigmentierte Zone, unterscheiden. Die pigmentlose Zone zeigt in der Symmetrieebene eine größte Mächtigkeit occipital etwa in der morphologischen Achse des Ocellus, von da wird sie nach rostral und auch occipital allmählich schmäler. Auf Schnitten senkrecht zur Symmetrieebene eines Ocellus verläuft sie fast gleichbreit an allen Stellen, vielleicht daß sie sogar nach den Seiten zu etwas breiter wird. Redikorzew glaubt auch auf Horizontalschnitten des Medianocellus die gleiche typische Form der pigmentlosen Zone, die er bei seinen Schnitten durch die Lateralocellen etwa in deren Symmetrieebene fand, hier in doppelter Form wieder zu erkennen als Andeutung der Verschmelzung des mittleren Stirnauges aus zwei Einzelaugen, ein Verhältnis, das er durch eine Textabbildung zu erläutern sucht. Dergleichen findet sich bei den Ameisen nicht. Ich halte es auch aus dem Grunde für unwahrscheinlich, weil dann ja zwei Ocellen sich in ihren Symmetrieebenen aneinander gelagert haben müßten, während alles dafür spricht, daß bei der Verschmelzung zu einem einzigen Ocellus die beiden Symmetrieebenen sich parallel geblieben sind, bis sie sich zuletzt zu einer einzigen neuen Symmetrieebene vereinigt haben. Die Pigmentzone, die auf der Art der Pigmentverteilung in den einzelnen Sehzellen beruht, ist nach distal immer scharf abgegrenzt, während sie proximal je nach der Lage des Kernes der einzelnen Sehzelle eine mehr unregelmäßige Grenze aufweist. Die Sehzellen selbst sind lange prismatische Zellen, die nur an ihrem proximalen Ende, wo sie den länglichovalen Kern enthalten, ein wenig verdickt sind; gleich hinter dem Kern verjüngen sie sich und gehen in ihren Nervenfortsatz über. Jede einzelne Sehzelle steht etwa senkrecht auf der zugehörigen inneren Linsenfläche, und alle zusammen betrachtet konvergieren etwas nach der Linse zu, da sie ja an ihren proximalen Enden leicht verdickt sind. Das braune Pigment ist in einzelnen Körnchen in die Sehzelle eingelagert und zwar so, daß es nur die peripheren Teile jeder Zelle erfüllt und so also eine Art Pigmentröhre um den zentralen unpigmen-

tierten Teil der Zelle darstellt. Nicht die ganze Zelle enthält das Pigment, sondern das distale Ende bleibt stets völlig pigmentfrei, wodurch eben jene pigmentlose Zone der Retina zustande kommt. Proximal reicht das Pigment gewöhnlich bis zum Kern, in einigen wenigen Fällen ist auch der Kern noch von einer mehr oder minder großen Zahl von Pigmentkörnchen umlagert. Je zwei Sehzellen vereinigen sich bei den Ameisen zu einer Retinula und bilden an ihrer Berührungsfläche, wie bekannt, durch Verschmelzung feinster Stiftchensäume, ein Stäbchen, das man seiner Gestalt nach hier besser als Plättchen bezeichnen sollte. Diese Stäbchen liegen nur an den distalen Enden der Sehzellen und zwar, wie sich bei Färbung mit Eisenhämatoxylin bei gleichzeitiger ganzer oder noch besser nur unvollkommener Depigmentierung ergibt, lediglich in dem unpigmentierten Teile der Sehzelle, so daß man die pigmentlose Zone der Retina auch als Stäbchenzone bezeichnen kann. Diese Lage der Stäbchen hat schon Grenacher in seinen Zeichnungen richtig wiedergegeben, wenngleich er ihren Zusammenhang mit der pigmentlosen Retinazone nicht erkannt und er sie außerdem als das Produkt nur einer einzigen Zelle auffaßte. Redikorzew gebührt das Verdienst, daß er die Zugehörigkeit eines Stäbchens zu mehreren Zellen sicherstellte. Er ist jedoch, worauf schon Hesse hinweist, im Irrtum, wenn er an seinen Macerationspräparaten die Stäbchen in der ganzen Ausdehnung der Zellberührungsflächen bis zum Kern und selbst darüber hinaus zu erkennen glaubt. Allerdings ist der Abstand des proximalen Stäbchenendes vom Kern ein sehr verschiedener: es reicht in der Mehrzahl aller Retinulae noch nicht einmal bis zur Mitte der Sehzellen, während es wiederum in den kurzen Zellen der rostralst gelegenen Retinateile oft sehr nahe an den Kern heranreicht, ein Verhältnis, wie es z. B. sehr deutlich in Fig. 6 zu sehen ist. Dieser Umstand läßt neben der für Stäbchen unvollkommenen Färbung mit Bleu de Lyon, die Redikorzew anwendete, seinen Irrtum leicht begreiflich erscheinen. Entsprechend der Breite der pigmentlosen oder Stäbchenzone ist auch die Länge der einzelnen Stäbchen ebenfalls verschieden, am größten occipital, am geringsten rostral. Jedes Stäbchen steht entsprechend der Stellung der Retinazellen ebenfalls mehr oder minder senkrecht zu der zugehörigen inneren Linsenoberfläche. Zwischen den Sehzellen sind einzelne Stützzellen eingelagert, die jeglichen Pigments entbehren und die man an ihrer regellosen Lage und an ihren rundlichen Kernen leicht von den Sehzellen unterscheiden kann.

Nervus opticus.

Die Nervenfortsätze der einzelnen Sehzellen vereinigen sich zum Nervus opticus, der in leicht gebogenem Verlauf zum Gehirn zieht. Der Nerv des medianen Ocellus gabelt sich dazu regelmäßig in 2 Stränge, die oft bedeutend auseinanderweichen und zwischen denen eine große Trachee verläuft. Beim Eintritt in das Gehirn nähern diese beiden Nervenäste sich wieder einander und auch den Nerven der lateralen Ocellen, wie es Textfig. B sehr schön erkennen läßt. Den weiteren Verlauf der Ocellennervenfasern im Gehirn und ihre Beziehungen zu gewissen Teilen desselben werde ich im allgemeinen in meiner Arbeit nicht weiter berücksichtigen, einmal weil über diese Verhältnisse bis heute noch keinerlei Übereinstimmung zwischen den einzelnen Autoren selbst in den Hauptpunkten erzielt und weil andrerseits schon seit längerem von anderer Seite eine spezielle Arbeit über das Ameisengehirn angekündigt ist, der es wohl vorbehalten bleiben mag gerade auch in diesem Punkte Klarheit zu schaffen.

Nerv und Retina werden nun nach innen zu von einer sehr dünnen Membran (s. Textfig. B *mbr. oc*) bekleidet, die aus großen flachen plattenförmigen Zellen besteht und die weiter nichts darstellt als eine, allerdings bedeutend zartere, Fortsetzung des Neurilemms auf die Ocellenbestandteile, einer Membran, die, wie bekannt, allseitig das Gehirn umhüllt (vgl. Textfig. B *neu*). Diese dünne Ocellarmembran ist in fast allen Fällen an der Grenze von Iris und Retina kaum mehr deutlich zu erkennen, nur an einigen Präparaten, wo sie sich bei der Fixierung abgehoben hatte, konnte ich feststellen, daß sie auch die Iris noch nach innen zu überzieht.

IV. **Spezielle Untersuchung.**

Zur speziellen Untersuchung konnten von den fünf Unterfamilien der Ameisen nur Vertreter der drei hauptsächlich bei uns heimischen Gruppen der Camponotinen, der Myrmicinen sowie eine Art der Dolichoderinen herangezogen werden. Da aber, wie schon oben erwähnt, die Ocellen bei allen Hymenopteren im Prinzip gleichgebaut sind und andrerseits schon die von mir untersuchten Arten in bezug auf die Rückbildung der Stirnaugen eine fast lückenlose Reihe zwischen wohlausgebildeten und den am stärksten reduzierten Augen bieten, so darf man annehmen, daß sich auch in den beiden übrigen Familien der Dorylinen und Ponerinen keine prinzipiell besonders ab-

weichenden Verhältnisse finden. Wohl aber mag man, da bei diesen beiden Familien, den systematischen Angaben nach, die ♀♀ vieler Arten äußerlich eine nur noch geringe Ausbildung der Stirnaugen oder überhaupt keine Reste derselben mehr erkennen lassen, bei ihnen für die ♀-Ocellen eine ähnliche Reihe von Reduktionsbildern finden, wie ich sie für die ☿-Augen beschreibe und abbilde.

Die Absicht, möglichst genau einen Vergleich sämtlicher untersuchten Punktaugen durchzuführen, ließ es als am geeignetsten erscheinen, alle Darstellungen und Abbildungen möglichst nur auf den Medianocellus, und zwar ganz besonders auf Sagittalschnitte desselben, zu gründen. Letztere haben den Vorteil, daß sie einmal den Medianocellus in seiner Symmetrieebene schneiden und daß dazu ihre genaue Richtung gut zu kontrollieren ist durch den Umstand, daß ein Längsschnitt in der Symmetrieebene wegen der Gabelung des Nervus opticus das mittlere Stirnauge stets ohne Zusammenhang mit dem Gehirn zeigen muß. Aus dem gleichen Grunde der besseren Vergleichsmöglichkeit wurden auch sämtliche Tafelfiguren und die Textabbildungen, soweit bei letzteren nichts anderweitiges vermerkt ist, bei ein und derselben Vergrößerung (Leitz' Öl-Immers. $^1/_{12}$ Ok. 0 = 435) gezeichnet.[1]) Das Bestreben, zum Vergleich möglichst genaue Ocellenmaße aus den verschiedenen Schnitten zu ermitteln, war wegen der großen Variation unter den einzelnen Individuen nur schwer durchzuführen. Diese Variation ist im allgemeinen bei den Ameisen-♂♂ nur sehr gering, bedeutender jedoch bei den ♀♀ und ganz besonders den ☿☿. Es ist ja bekannt, daß z. B. in bezug auf die äußere Körperform ganz beträchtliche Größenunterschiede zwischen den ☿☿ ein und desselben Stockes vorkommen, finden sich doch oft, so bei *Formica pratensis*, in der gleichen Kolonie ☿☿ aller Größen, von denen die größten bis zu der doppelten Körperlänge der kleinsten erreichen. Es ist leicht begreiflich, daß derartige gewaltige Variationen auch auf die Größenverhältnisse der inneren Organe abfärben müssen, und es ist sogar erstaunlich, daß trotz derartiger Größenunterschiede der äußeren Körperformen die Stirnaugen der einzelnen Individuen in ihren Größenverhältnissen doch meist nur sehr gering voneinander abweichen. Da wir es jedoch bei den Ocellen mit Maßen zu tun haben, die nur nach μ messen, so fallen selbst diese kleinen Abweichungen störend in die Rechnung, alle Maße, die ich

1) Leider wurden nachträglich bei der Drucklegung sämtliche Textabbildungen auf $^4/_5$ verkleinert.

gebe, sind daher nur als ungefähre Durchschnittswerte zu betrachten. Und zwar werde ich bei den Größenangaben kurz bezeichnen als „Längsdurchmesser“ den queren Durchmesser, z. B. der Retina, im Längs- (Sagittal-)Schnitt, als „Querdurchmesser“ die entsprechenden Maße im Horizontalschnitt, den ich auch kurz als den „Querschnitt“ des mittleren Stirnauges benennen will. Ähnliche Schwierigkeiten ergaben sich auch bei der Ermittlung der Stäbchenzahl der einzelnen Ocellen, da es unmöglich war ihre Summe etwa durch direktes Auszählen aus einem Frontalschnitt zu erhalten, weil wegen der tiefen Wölbung des Retinabechers ein derartiger Schnitt nie alle Stäbchen zugleich treffen kann. Es mußte deshalb bei fast allen untersuchten Ocellen so vorgegangen werden, daß entsprechend der im Längs- und Querschnitt nebeneinander gezählten Zahl von Stäbchen dieselben in einen größten Frontalschnitt eingezeichnet und durch entsprechende Koordinaten die übrigen Stäbchen erhalten und ausgezählt werden. Ein derartiges Verfahren wird natürlich immer Fehlerquellen aufweisen, da es aber in fast allen Fällen angewendet werden mußte, kann es den Vergleichswert der erhaltenen Zahlen kaum beeinflussen.

Im Folgenden werde ich zuerst die einzelnen Arten der Camponotinen, deren ☿☿ im allgemeinen noch leidlich entwickelte Punktaugen besitzen, dann die der Myrmicinen und die Dolychoderinen besprechen, Arten, deren ☿☿ äußerlich, wenigstens nach den Angaben der systematischen Werke, keine Spur von Ocellen mehr erkennen lassen. In den einzelnen Unterfamilien folgen sich dabei die Arten nach Maßgabe des Grades der Reduktion ihrer ☿-Ocellen.

A. Unterfamilie Camponotinae.

Formica.

Schon äußerlich zeigen bei allen *Formica*-Arten, von geringen Abweichungen abgesehen, die Köpfe der einzelnen Kasten in bezug auf die äußerlich erkennbaren Teile der Ocellen, Linsengröße und Linsenwölbung, mehr oder minder die gleichen Unterschiede in der Ausbildung der Stirnaugen, wie sie die Textfig. A für *Formica pratensis* darstellt. Der kleine Kopf des ♂ läßt da Linsen erkennen, die einen verhältnismäßig ganz gewaltig großen Durchmesser besitzen, Linsen, die dazu, wie es die lateralen Stirnaugen deutlich zeigen, sehr stark nach außen gewölbt sind, so daß sie gleichsam

wie glänzende Perlen aus der tief schwarz gefärbten, stark aufgetriebenen Stirnplatte hervorzuquellen scheinen. An dem bedeutend größeren Kopf des ♀ ist der Durchmesser der Linse nicht nur relativ, sondern auch absolut schon etwas kleiner als beim ♂, dazu erscheint die äußere Wölbung nicht mehr so stark, und eine Auftreibung der Stirnplatte ist kaum mehr angedeutet. Der Kopf einer mittelgroßen ☿ endlich, der in bezug auf seine Größe etwa in der Mitte zwischen

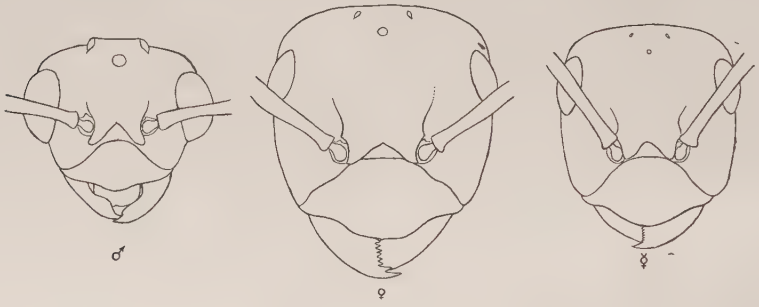


Fig. A.

Köpfe der 3 Kasten von *Formica pratensis*. 25 : 1 (auf $^2/_3$ verkl.).

♂- und ♀-Kopf steht, zeigt die Linsen der Stirnaugen nur noch als kleine glänzende Höckerchen von geringem Durchmesser, die sich kaum mehr über das Niveau der übrigen Cuticula mit ihrer Wölbung erheben. Deutlicher lassen sich all diese Unterschiede in der Ausbildung der Punktaugen natürlich auf Schnitten erkennen.

Formica pratensis DE GEER.

♂. Der Medianocellus des ♂ von *Formica pratensis* bietet auf einem Längsschnitt ein Bild dar, wie es die Fig. 1 wiedergibt, während er in der zu seiner Symmetrieebene senkrecht stehenden Schnittrichtung, also auf einem Querschnitte, sich in Gestalt der Textfig. B zeigt. Letztere Abbildung ist allerdings bei geringerer Vergrößerung gezeichnet und auch insofern etwas schematisiert, als bei dieser Schnittführung die Retinazellen nicht so schön in ihrem ganzen Verlauf getroffen werden können, wie es die Zeichnung wiedergibt. Auf beiden Bildern erscheint der Ocellus in allen seinen Teilen sehr mächtig entwickelt, und ganz besonders ist dies der Fall in bezug

auf die Linse, die hier auch im Verhältnis zur Retina Dimensionen aufweist, wie ich sie bei den übrigen untersuchten Ameisenstirnaugen nicht wieder finden konnte. Ihre Gestalt auf Längs- und auf Querschnitten zeigen besser als jegliche Beschreibung die Fig. 1 und die Textfig. B. Plastisch gedacht kann man sich ihre Form am besten definieren als einen nach innen leicht konisch zulaufenden

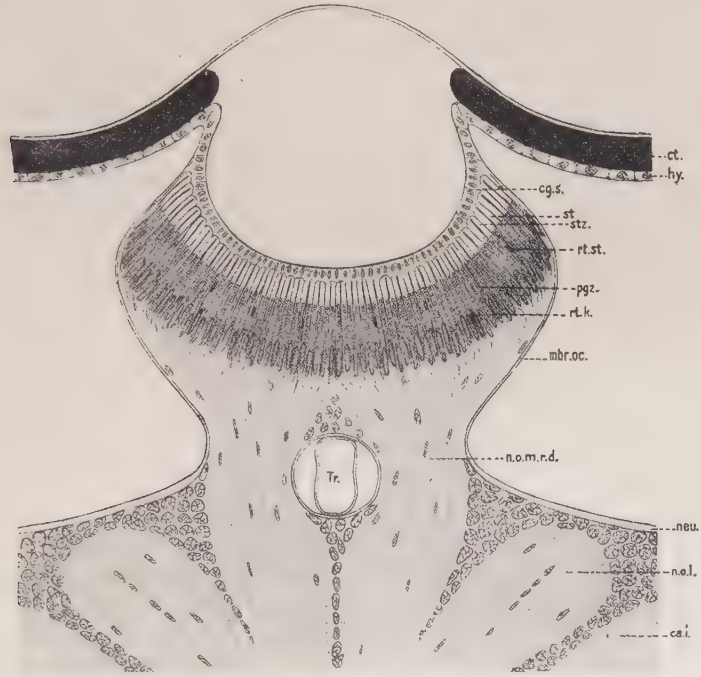


Fig. B.

Formica pratensis-♂. Medianocellus frontal. 505 : 1 (auf $^2/_3$ verkl.). *ct* Cuticula. *hy* Hypodermis. *cg. s* corneagene Schicht. *st* Stäbchen. *stz* Stäbchenzone. *rt. st* Retinastützzellen. *pgz* Pigmentzone. *rt. k* Retinakerne. *mbr. oc* Ocellenmembran. *Tr* Trachee. *n. o. m. r. d* Rechter Ast des Nerven des Medianocellus. *neu* Neurilemm. *n. o. l* Nerv des rechten Lateralocellus. *ca. i* Innerer Becher.

Zapfen, an dessen beiden Enden je eine Kugelkalotte aufgesetzt und der in seiner ganzen Gestalt schief nach innen occipitalwärts zu verschoben ist. Es muß sich deshalb occipital ein spitzer und rostral ein stumpfer Winkel zwischen Linse und Cuticula bilden. Die Maße der Linse sind dabei im Mittel ungefähr folgende: Öffnungsweite gegen 100 μ, Tiefe gegen 110 μ. Und zwar bezeichne ich als

Öffnungsweite die zwischen den beiderseitigen Enden der pigmentierten Zone der Cuticula liegende Linsenstrecke, die gewöhnlich, da die Pigmentierung der Cuticula um die Linse herum kreisförmig aufhört, auf Längs- und Querschnitten die gleichen Werte aufweist; als Tiefendurchmesser der Linse benenne ich endlich den Abstand der beiden Punkte stärkster innerer und äußerer Wölbung. Etwas unterhalb vom rostralen inneren Linsenwinkel ist, wie bei vielen ♂-Ocellenlinsen, auch in unserem Falle die Cuticula nach innen zu etwa spornförmig verdickt, gleichsam als wollte sie damit ein Widerlager für die hier sich anlegende Iris bilden. Diese rostrale Iris liegt vom Linsenwinkel an auf eine Strecke von ungefähr 50 μ weit der Linse an und füllt mit ihren zahlreichen schmalen, aber sehr langen Zellen den ganzen Raum zwischen Cuticulasporn und Retina aus (Fig. 1 *ro. ir*). Occipital ist dagegen eine Irisbildung nur durch einige wenige gering verbreiterte Zellen angedeutet (Fig. 1 *oc. ir*). Dort, wo diese beiden Irisbildungen an die Retina angrenzen, gehen sie in die corneagene Schicht (*cg. s*) über, die mit ihren kubischen Zellen den Raum zwischen Retina und Linse einnimmt. Die Retina nun (*rt*) umgreift etwa becherförmig den innersten kuglig gewölbten Teil des Linsenzapfens und weist ebenfalls ganz bedeutende Größenmaße auf, so mißt ihr größter Längsdurchmesser gegen 100 μ, ihr größter Querdurchmesser sogar bis zu 150 μ. Dementsprechend sind auch die Sehzellen sehr groß, so daß ich in der Nähe der morphologischen Achse einzelne bis zu 60 μ lange messen konnte, während die mehr occipital und rostral gelagerten bedeutend kleiner sind. Der quere Durchmesser der einzelnen Sehzellen beträgt dabei, wie auch bei den meisten anderen Camponotinen-Ocellen, durchschnittlich 3 μ. Die Breite der unpigmentierten Zone der Retina (Textfig. B *stz*) und damit die Länge der einzelnen Stäbchen (Textfig. B *st*) schwankt ebenfalls je nach der Lage: rostral ist sie sehr gering, während sie nach occipital etwa in der Gegend der morphologischen Achse im Mittel gegen 20 μ breit ist. Als Gesamtzahl der Stäbchen des ♂-Ocellus ermittelte ich die Zahl von ungefähr 650. Der Nerv ist entsprechend den Größenmaßen der Retina auch sehr stark; er teilt sich, wie es sehr schön Textfig. B zeigt, kurz hinter den proximalen Enden der Sehzellen in 2 Äste, deren Fasern, wie schon oben erwähnt, beim Eintritt in das Gehirn sich wieder einander nähern.

♀. Ein etwas anderes Bild zeigt schon der Ocellus des ♀, den Fig. 2 in einem Längsschnitt wiedergibt. Wohl weist auch hier die Retina noch fast die gleiche mächtige Entwicklung auf wie beim ♂,

doch ist die Linse im Vergleich mit der des ♂ ganz anders gestaltet. Die äußere Linsenwölbung kann man zwar noch als eine Kugelkalotte von ähnlicher Krümmung bezeichnen wie dort, doch ist sie hier schon etwas kleiner, da ihre Öffnungsweite nur noch gegen 80 μ ausmacht. Bedeutend geringer ist aber beim ♀ die Linsentiefe: gegen 110 μ beim ♂ beträgt sie hier nur noch 65 μ, ein Unterschied, der durch die ganz andere Gestaltung des inneren Teiles der Linse bedingt ist. Hatten wir beim ♂ eine etwa zapfenförmige innere Linseneinwölbung, so könnte man diese hier am nächsten so definieren, daß man sich nach innen eine schräg abgeschnittene Ellipsoidkalotte auf eine zwischen beiden inneren Linsenwinkeln gedachte Fläche, und zwar mehr occipitalwärts zu, so aufgesetzt denkt, daß nach rostral ein Teil dieser gedachten Fläche als ein planes Stück der inneren Linsenbegrenzung erhalten bleibt. Dieser plangestaltete ventral gelegene Teil der inneren Linsenbegrenzung ist aus zwei ganz flach gewölbten Partien zusammengesetzt, die in einer seichten Furche (Fig. 2 *) aneinandergrenzen. Die rostrale Iris, die hier aus wenigen, dafür aber sehr langen Zellen besteht, füllt, wie die Fig. 2 es zeigt, den ganzen Raum zwischen dem planen Teil der Linse und der Retina aus. Occipital ist hier ebenfalls eine, wenn auch nicht sehr stark ausgebildete Iris entwickelt, die in den Raum des occipitalen Linsenwinkels zwischen Cuticula und Retina eingelagert ist. Die Retina selbst weist mit ca. 100 μ größten Längsdurchmessers einen ähnlichen Wert auf wie die des ♂, doch ist der Querdurchmesser von 120 μ schon bedeutend kleiner als dort. Die Breite der Stäbchenzone schwankt auch hier um 20 μ herum. Die

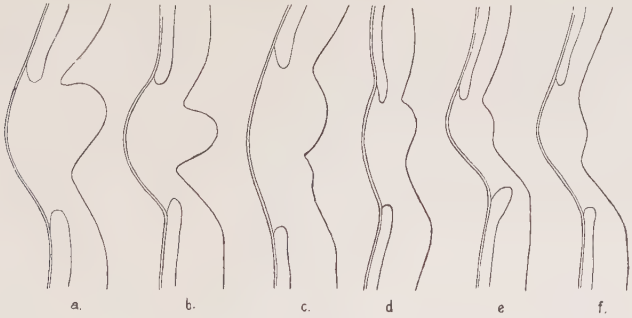


Fig. C.

Linse des Medianocellus, sagittal.
a von *Formica pratensis*, b *F. rufa*, c *F. truncicola*, d *F. sanguinea*, e *F. fusca*, f *F. gagates* (auf $^4/_5$ verkl.)

Gesamtzahl der Stäbchen ist schon geringer als beim ♂ und nur auf gegen 500 zu schätzen.

☿. Haben wir es sowohl beim ♂ als auch beim ♀ mit stark entwickelten Stirnaugen zu tun, so zeigt der ☿-Ocellus schon eine bedeutend geringere Ausbildung. Fig. 3 stellt einen Längsschnitt durch dasselbe dar, Textfig. C a einen ebensolchen durch eine Linse, der aber nach einem anderen Schnitt gezeichnet ist. Die Linse zeigt nur noch eine sehr geringe äußere Wölbung, ihre Öffnungsweite ist dabei sehr klein und beträgt nur 50 μ und auch ihre Tiefe meist nur noch 35 μ. Die innere Linsenform kann man hier mit Redikorzew als etwa „dreieckförmig" bezeichnen, man darf sie aber auch auffassen als eine etwas veränderte „♀-Linse en miniature", da auch die für die ♀-Linse so charakteristische seichte Furche an der rostralen planen Linsenpartie in manchen Fällen, z. B. in Fig. 3 (*), bei den ☿-Linsen an der gleichen Stelle sich wiederfindet wie beim ♀. Die Iris erinnert rostral wie auch occipital ebenfalls in ihrer Form und Anordnung sehr an diejenige der ♀♀. Die Retina weist eine ganz bedeutend geringere Ausbildung auf als dort, so mißt sie hier nur noch gegen 55 μ im Längs- und auch im Querdurchmesser. Die Breite der Stäbchenzone beträgt um 7,5 μ herum, die Gesamtzahl der Stäbchen des ☿ Ocellus schätze ich gegen 125. Beide Nervenäste sind entsprechend der geringen Ausbildung der Retina auch sehr schmal und weichen nur noch gering auseinander.

Formica rufa L.

♂. Der ♂-Ocellus von *F. rufa* zeigt fast das gleiche Aussehen wie das Stirnauge des *F. pratensis*-♂, nur daß hier alle Größenverhältnisse etwas kleiner sind als bei jenen. So beträgt die Öffnungsweite der Linse nur noch gegen 105 μ, ihr größter Tiefendurchmesser gegen 100 μ. Entsprechend sind auch die Maße der Retina etwas geringer als dort; so zählt sie 90 μ im Längs- und 145 μ im Querschnitt als größte Breite. Die Stäbchenzone schwankt in ihrer Breite bis zu ca. 16 μ, die Gesamtzahl der Stäbchen mag sich auf gegen 550 belaufen.

♀. Zeigte das ♂ in seinem Punktauge eine sehr große Ähnlichkeit mit dem des *pratensis*-♂, so bietet der ♀-Ocellus ein etwas anderes Bild dar als das des *pratensis*-♀. Die Linse, dessen Öffnungsweite 60 μ und deren Tiefe 70 μ beträgt, weist, wie es die nebenstehende Textfig. D zeigt, nach außen eine ziemlich starke Wölbung auf,

während man die innere Form als auf Längsschnitten etwas schief viereckig bezeichnen kann. Rostral ist nämlich nur eine kleine Strecke einer planen Linsenfläche vorhanden, dann springt die Linsenwölbung genau wie auch occipital in leicht gewölbten Bogen steil nach einwärts vor, um endlich beiderseits an den Punkten, wo die Retina sich anlegt, in eine fast plane Fläche überzugehen. Eine Iris ist occipital aus wenigen Zellen bestehend ausgebildet, rostral bedekt sie vom inneren Linsenwinkel an die eine Rechtecksseite in ihrer ganzen Länge, weist dabei aber eine nur sehr geringe Tiefe von 7,5 μ auf. Die Retina liegt nur der innersten Rechtecksfläche auf und weist in Längs- und Querdurchmesser Maße von 70 μ und 110 μ auf, Werte, die also bedeutend geringer sind als die entsprechenden des *pratensis*-☿. Verhältnismäßig dieselbe Breite wie dort, gegen 16 μ, weist auch hier die Stäbchenzone auf, an Stäbchen mag die ganze Retina ungefähr 300 zählen.

☿. Der ☿-Ocellus, dessen Linse Textfig. Cb im Längsschnitt wiedergibt, bietet im großen ganzen wieder dasselbe Bild dar wie das Stirnauge der *pratensis*-☿☿, nur sind hier außer der etwas geringeren Ausbildung der Linse auch alle Größenverhältnisse der Retina beträchtlich vermindert. So weist die Linse eine Öffnungsweite von 40 μ bei einer Tiefe von 35 μ, die Retina einen größten Längsdurchmesser von 50 μ und einen solchen Querdurchmesser von 60 μ auf, die Breite der Stäbchenzone beträgt dabei im Mittel ungefähr 7,5 μ. Die Gesamtzahl der Stäbchen mag mit 120 für den ganzen Ocellus ungefähr richtig abgeschätzt sein.

Fig. D.
Formica rufa-☿.
Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).

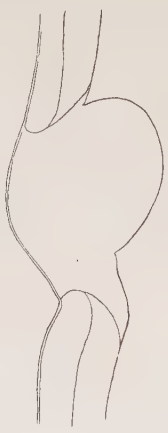


Fig. E.
Formica truncicola-☿.
Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).

Formica truncicola Nyl.

♂. Auch hier bietet der ♂-Ocellus wieder ein ähnliches Bild dar wie beim *pratensis*-♂, dabei sind die Größenverhältnisse, von geringen Abweichungen abgesehen, genau die gleichen wie beim *rufa*-♂.

♀. Das ♀-Stirnauge, dessen Linse im Längsschnitt die Textfig. E (s. vorige Seite) wiedergibt, zeigt in den Hauptzügen wieder den gleichen Bau wie dasjenige des *pratensis*-♀, doch sind hier alle seine Größenmaße geringer als bei jenem. So weist die Linse, deren Form im übrigen fast die gleiche ist wie dort, eine Öffnungsweite wie auch eine Tiefe von ungefähr 55 μ auf, die Retina mißt etwa 85 μ im größten Längs- und 90 μ im größten Querdurchmesser, die Breite ihrer Stäbchenzone beträgt dabei im Mittel ungefähr 11 μ. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag sich auf ungefähr 180 belaufen.

☿. Auch beim ☿-Ocellus finden sich wiederum ähnliche Verhältnisse wie bei den ☿☿ von *pratensis* und *rufa*, nur daß hier die Linse eine etwas andere Gestalt aufweist als bei jenen. Wie Textfig. C c es zeigt, ist ihre äußere und ganz besonders ihre innere Linsenbegrenzung bei weitem nicht mehr so stark gewölbt wie bei den ☿-Linsen der beiden ebengenannten Arten, so daß die Tiefe der Linse hier nur noch 25 μ beträgt, während jedoch ihre Öffnungsweite von 60 μ bedeutend größer ist als dort. Iris und Retina sind im großen ganzen ebenfalls wieder ähnlich ausgebildet wie bei jenen, letztere hier jedoch etwas stärker als bei der *rufa*-☿, denn ihr größter Längsdurchmesser beträgt 65 μ, der größte Querdurchmesser 70 μ. Die Breite der Stäbchenzone schwankt um 7,5 μ herum, die Gesamtzahl ihrer Stäbchen mag mit etwa 130 richtig angegeben sein.

Formica sanguinea Latr.

♂. Auch hier finden wir wieder ein sehr ähnliches Bild, wie wir es bisher bei jedem der ♂-Ocellen gefunden. Die Linse, die im übrigen, wie die Textfig. F zeigt, die gleiche Form aufweist wie bei jenen, besitzt als besondere Eigentümlichkeit einen sehr starken Cuticulasporn; ihre Maße betragen 95 μ in der Öffnungsweite, 87 μ in ihrer größten Tiefe. Die Irisbildung, die in Gestalt und Lage wiederum sehr derjenigen des *pratensis*-♂ gleicht, weist hier jedoch eine bedeutend größere Tiefe auf. Die Retina zeigt ebenfalls keine großen Besonderheiten und zählt ungefähr 105 μ im größten Längs-

und 145 μ im größten Querdurchmesser, ihre Stäbchenzone hat dabei eine mittlere Breite von gegen 12 μ. Die Gesamtzahl der Stäbchen schätze ich auf ungefähr 600.

♀. Das ♀-Stirnauge zeichnet sich ebenfalls vor den schon besprochenen ♀-Ocellen durch keinerlei größere Abweichungen aus. Die Öffnungsweite der Linse, deren Form im Längsschnitt die untenstehende Textfig. G vorstellt, besitzt eine Öffnungsweite von 65 μ, eine Tiefe von 60 μ. Die Retina weist im Längs- und Querdurchmesser eine größte Breite von 60 μ, ihre Stäbchenzone eine solche von durchschnittlich 15 μ auf. Die Gesamtzahl der Stäbchen mag ungefähr 275 betragen.

☿. Fig. 4 zeigt das Stirnauge eines *sanguinea*-☿ im Längsschnitt. Der ganze Ocellus weist im Vergleich mit den bisher besprochenen ☿-Augen eine ganz bedeutend geringere Ausbildung auf als bei jenen. So besitzt die Linse, deren Öffnungsweite zwar noch gegen 30 μ ausmacht, nur eine ganz geringe äußere wie auch innere Wölbung, so daß ihre Tiefe nur noch 18 μ beträgt. Iris und Retina sind ebenfalls, wie besonders deutlich ein Vergleich von Fig. 4 mit Fig. 3 es zeigt,

Fig. F. Fig. G. Fig. H. Fig. J.

Fig. F. *Formica sanguinea*-♀. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. G. *Formica sanguinea*-♂. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. H. *Formica fusca*-♂. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. J. *Formica fusca*-♀. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).

sehr gering entwickelt, so beträgt der Längsdurchmesser der Retina nur noch gegen 45 μ, ihr Querdurchmesser bis zu 55 μ. Die Breite der Stäbchenzone schwankt zwischen 7,5 μ und 9 μ, die Gesamtzahl der Stäbchen mag man wohl auf ungefähr 95 schätzen.

Formica fusca L.

♂. Obwohl der Kopf des *fusca*-♂ äußerlich an Größe nur wenig kleiner ist als derjenige der übrigen *Formica*-♂♂, so bietet sein Ocellus und an ihm besonders seine Linse doch ein etwas anderes Bild dar als bei jenen. Die Linse zeigt hier eine Form, wie sie die Textfig. H im Längsschnitt wiedergibt. Wohl haben wir auch hier neben einer mäßigen äußeren Wölbung die für die ♂-Linsen so charakteristische innere zapfenförmige Einbuchtung, doch stellt diese in unserem Falle nur einen Teil, und zwar den occipitalen, der inneren Linsenbegrenzung dar, deren anderer rostraler Teil von einer planen leicht gewellten Fläche gebildet wird. An Maßen weist dabei die Linse eine größte Öffnungsweite von 85 μ bei einer größten Tiefe von 65 μ auf. Entsprechend der veränderten Linsenform ist auch die rostrale Iris, die den Raum zwischen dieser planen Linsenstrecke und der Retina ausfüllt, aus sehr langen Zellen gebildet. Die Form und Größenverhältnisse der Retina, die wiederum nur der innersten Wölbung des Linsenzapfens aufsitzt, sind im übrigen, von den geringeren Maßen abgesehen, ohne abweichende Besonderheiten; ihr größter Längsdurchmesser beträgt 85 μ, ihr größter Querdurchmesser 110 μ, die Breite ihrer Stäbchenzone im Mittel etwa 15 μ. Die Zahl aller Stäbchen mag mit 400 etwa richtig eingeschätzt sein.

♀. Der ♀-Ocellus, dessen Linsenform die Textfig. J (S. 185) zeigt, bietet ebenfalls keine großen Besonderheiten dar, man kann ihn etwa als ein etwas verkleinertes *truncicola*-♀-Stirnauge auffassen. Seine Maße betragen 55 μ in Linsenöffnungsweite und 45 μ in Linsentiefe, während die Retina eine größte Breite von 70 μ im Längs-, von 95 μ im Querdurchmesser, die Stäbchenzone eine mittlere Tiefe von 15 μ aufweist. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag sich auf gegen 300 belaufen.

Formica fusca L. ☿, *Formica cinerea* MAYR. ☿,

Formica gayates LATR. ☿.

Bei diesen 3 Arten, die man auch lediglich nur als Rassen einer Art, der *fusca*, auffaßt, bieten die ☿-Ocellen, von geringen Abweichungen

abgesehen, die jedoch nicht über die Grenzen der individuellen Variationsbreite der einzelnen Art hinausreichen, alle mehr oder minder ein Bild dar, als dessen Prototyp ich das in Fig. 5 wiedergegebene Stirnauge einer *gagates*-☿ beschreiben will, während Textfig. Cf außerdem noch einen Längsschnitt durch die Linse desselben, Ce einen ebensolchen durch eine *fusca*-☿-Linse darstellt. Die äußere Wölbung der Linse ist hier zwar noch leidlich, wenn auch nicht gerade sehr stark, entwickelt, dafür ist aber innen nur noch eine ganz flache Einbuchtung vorhanden, so daß die Tiefe der Linse durchschnittlich nur 15 μ beträgt, während die Öffnungsweite ungefähr 30 μ mißt. Da die Retina sowohl rostral wie auch ganz besonders occipital sehr nahe an die Cuticula heranreicht, so besteht die Iris rostral wie auch occipital nur aus einigen wenigen Zellen. Die Retina ist auch gering entwickelt, sie zählt nur noch 40 μ im Längs- als auch im Querdurchmesser, während ihre Stäbchenzone noch immer eine Breite von durchschnittlich 7,5 μ aufweist. Die Gesamtzahl der Stäbchen möchte ich auf ungefähr 70 schätzen.

Lasius.

Bei äußerlicher Betrachtung zeigen die Köpfe der einzelnen Kasten der *Lasius*-Arten in bezug auf die Ausbildung der Stirnaugen wieder ähnliche Bilder, wie wir sie, vgl. Textfig. A, bei den *Formica*-Kasten finden, nur daß die Verhältnisse bei *Lasius* insofern etwas verändert sind, als hier der Kopf des ♀, der den des ♂ an Größe gewaltig, bis zum Doppelten und mehr, übertrifft, auch etwas größere Linsen aufweist als jener. Dafür fehlen aber wieder dem ♀-Kopf jene Auftreibungen der Stirnplatte, die neben den für den winzigen Kopf so unverhältnismäßig großen Linsen das charakteristische Gepräge des ♂-Kopfes ausmachen. An den Köpfen der *Lasius*-☿☿ sind die Linsen der Stirnaugen nur noch als winzige glänzende Punkte zu erkennen.

Lasius fuliginosus Latr.

♂. Das Stirnauge des *fuliginosus*-♂, das Fig. 6 in einem Längsschnitt wiedergibt, erscheint auf den ersten Blick, wenn man es mit den gewaltigen Größenabmessungen der *Formica*-♂-Ocellen vergleicht, nur schwach entwickelt zu sein. Es ist dies jedoch nicht der Fall, ja man muß es vielmehr im Verhältnis zu der ganz geringen Größe des *fuliginosus*-♂-Kopfes noch als relativ recht statt-

lich ausgebildet bezeichnen. Die Linse, deren Öffnungsweite gegen 55 μ, deren Tiefe ungefähr 65 μ beträgt, zeigt auch hier die bei den ♂-Ocellen so charakteristische Zapfenform, eines Zapfens, der jedoch sehr schief nach innen occipitalwärts zu verschoben ist, so daß er mit seiner Achse fast parallel dem oberen Teil der Stirnplatte zu liegen kommt und so nur einen sehr schmalen Raum zwischen sich und Cuticula frei läßt, weshalb es hier nicht zur Ausbildung einer occipitalen Iris kommen konnte. Eine rostrale Iris ist dagegen vom inneren Linsenwinkel an auf eine ganze Strecke der Zapfenlängsseite anliegend vorhanden, doch zeigen ihre Zellen keine besonders große Tiefe. Die Retina umfaßt auch hier wieder becherförmig lediglich die innerste Wölbung des Linsenzapfens und liegt wegen der sehr schiefen Richtung desselben occipital der Cuticula und ihrer Hypodermis dicht an. Ihr größter Längsdurchmesser beträgt dabei etwa 25 μ, ihr größter querer gegen 85 μ, die Breite ihrer Stäbchenzone mit ungefähr 12 μ im Mittel ist dabei eine relativ sehr große. Die Gesamtzahl aller Stäbchen des Auges ist auf ungefähr 165 zu schätzen.

♀. Ein Bild, das dem des ♂-Ocellus sehr ähnlich ist, zeigt auch das Stirnauge des ♀, welches Fig. 7 im Längsschnitt darstellt. Ähnlich wie dort weist auch hier die Linse, von einigen Abweichungen abgesehen, welche ein Vergleich der beiden Figuren besser als jegliche Beschreibung erläutert, eine Form auf, die man ebenfalls ungefähr als einen sehr schief nach occipital zu verschobenen Zapfen erklären kann. Ihre Öffnungsweite ist dabei mit 70 μ etwas größer als dort, desgleichen ist auch die Tiefe, welche 70 μ ausmacht, etwas vergrößert. In ähnlicher Ausdehnung und Tiefe wie beim ♂ ist auch hier wieder nur eine rostrale Iris zur Ausbildung gekommen, während man occipital höchstens in einigen weniger gering vertieften Zellen eine Andeutung einer Irisbildung erkennen kann. Wieder umgreift auch hier die Retina lediglich die innerste Zapfenwölbung, stößt aber, da letztere beim ♀ mehr als beim ♂ von der Cuticula entfernt liegt, nicht mehr an die Hypodermis derselben an. Ihre Maße sind mit 60 μ im größten Längs- und 80 μ im größten Querdurchmesser und mit einer Breite der Stäbchenzone von 12 μ im Mittel somit im allgemeinen ähnliche wie beim ♂, und fast gleich wie dort beträgt auch hier die Gesamtzahl aller Stäbchen etwa 170.

☿. Obwohl der Kopf der *fuliginosus*-☿ an absoluter Größe den des ♂ bei weitem übertrifft und obwohl er ungefähr genau die

gleichen Abmessungen aufweist wie z. B. die Köpfe der kleineren *Formica rufa*-☿☿, so sind doch seine Ocellen, wie Fig. 8 es zeigt, nur äußerst gering ausgebildet. Dabei stellt sogar das in Fig. 8 abgebildete Stirnauge noch dasjenige dar, welches ich bei all den vielen in Schnitte zerlegten *fuliginosus*-☿-Köpfen als das relativ am stärksten ausgebildete erkannte, während, da hier die Ocellen viel stärker als bei den *Formica*-☿☿ in ihrer Gestalt individuell variieren, viele *fuliginosus*-☿☿ schon mehr alle möglichen Übergangsformen bis zu der Gestalt zeigen, die ich weiter unten für die *Lasius niger*-☿☿ als typisch abbilden und beschreiben werde. Wenn auch alle Größenmaße der Linse hier nur noch sehr gering sind, indem ihre Öffnungsweite nur 9 μ, ihre Tiefe 15 μ beträgt, so zeigt ihre innere Form doch wieder jene bekannte Zapfengestalt, eines Zapfens, der im kleinen sogar noch als relativ gut gestaltet zu bezeichnen ist. Zu einer Irisbildung ist es hier weder occipital noch rostral mehr gekommen, sondern an beiden Stellen überziehen Zellen von gleicher Gestalt und Tiefe wie die Hypodermiszellen die beiden Längsseiten des Zapfens von den inneren Linsenwinkeln an bis zur Retina. Letztere sitzt auch hier wieder nur auf der innersten Zapfenwölbung hutförmig auf und mißt etwa 20 μ im Längs- und auch im Querdurchmesser, die Breite ihrer Stäbchenzone ist dabei mit ungefähr 6 μ noch verhältnismäßig sehr groß, die Gesamtzahl ihrer Stäbchen beziffert sich auf ungefähr 35. Eine Gabelung des medianen Nerven in 2 Äste ist zwar noch vorhanden, beide Äste weichen aber nur noch derart gering auseinander, daß bei einer Schnittdicke von 7,5 μ dieser Umstand auf Längsschnitten schon gar nicht mehr zu erkennen ist, sondern der Nerv ohne jene scheinbare Unterbrechung zum Gehirn zieht, ein Verhältnis, wie es sich auch bei den übrigen derart gering oder noch schwächer ausgebildeten Ocellen vorfindet.

Lasius niger L.

☌. Im großen ganzen bietet der Ocellus des *niger*-☌ wieder ein ähnliches Bild dar wie beim *fuliginosus*-☌, doch finden sich hier einige kleinere Abweichungen sowohl in der Gestalt der Linse wie auch in der Form der Retina. So zeigt die Linse, welche die Textfig. K (s. folgende Seite) im Längsschnitt wiedergibt, nicht mehr einen so schönen tiefen Zapfen wie dort, sondern eher eine Form, die der der *fuliginosus*-☿-Linse ähnelt. Ihre Öffnungsweite beträgt dabei

70 μ, ihre Tiefe 50 μ. Die Retina, die hier auch wieder occipital der Hypodermis anliegt, umgreift fast die ganze innere Linsenbegrenzung, so daß rostral nur auf eine ganz kleine Strecke zwischen ihr und dem Cuticulasporn eine Iris ausgebildet ist, die jedoch aus bedeutend tieferen Zellen gebildet wird als bei *fuliginosus*. Die Abmessungen der Retina sind auch größer als dort und betragen hier 80 μ im Längs- und 100 μ im Querdurchmesser, während die Breite der Stäbchenzone sich im Mittel auf 12 μ beläuft. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag mit ungefähr 210 wohl nicht zu niedrig angegeben sein.

♀. Der ♀-Ocellus zeigt, von einigen nebensächlichen Abweichungen abgesehen, ebenfalls ein ähnliches Bild wie beim *fuliginosus*-♀. Seine Linse, deren Öffnungsweite 70 μ, deren Tiefe 60 μ beträgt, weist insofern eine etwas andere Gestalt auf als dort, als ihre innere rostrale Wölbung, wie es untenstehende Textfig. L sehr deutlich zeigt, von einer, wenigstens nach Längsschnitten so zu bezeichnenden, schwach S-förmig gekrümmten Wölbung gebildet wird. Die Retina, die auch hier wieder occipital der Hypodermis anliegt, mißt im größten Längsdurchmesser 75 μ, im größten queren 115 μ,

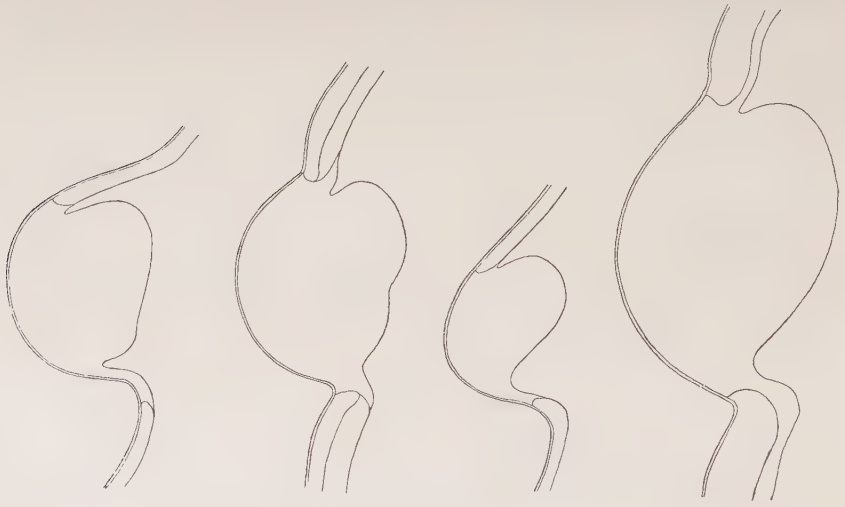


Fig. K. Fig. L. Fig. M. Fig. N.

Fig. K. *Lasius niger*-♂. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. L. *Lasius niger*-♀. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. M. *Lasius brunneus*-♂. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. N. *Lasius brunneus*-♀. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).

sie umfaßt, occipital fast schon am Linsenwinkel beginnend, nur die occipitale Linsenwölbung, während jener rostralen „S-förmigen“ Linsenfläche eine Iris anliegt, die aus sehr schönen und sehr tiefen Zellen gebildet wird. Eine verhältnismäßig geringe Breite weist die Stäbchenzone der Retina mit 6 μ auf, doch ist die Gesamtzahl aller Stäbchen relativ groß und auf etwa 270 zu schätzen.

Lasius bruneus Latr.

♂. Das ♂ von *Lasius bruneus*, dessen Kopf ungefähr genau die gleiche Größe wie bei den übrigen untersuchten *Lasius*-♂♂ aufweist, zeigt nun einen Ocellus von Größenabmessungen, wie wir sie sonst so gering bei keinem anderen *Lasius*-♂ vorfinden. So mißt seine Linse, die im Längsschnitt die nebenstehende Textfig. M wiedergibt und die in ihrer Gestalt eine sehr schöne und regelmäßige, dazu sehr schief nach occipital zu verschobene Zapfenform darstellt, nur noch 45 μ sowohl in Öffnungsweite wie auch in ihrer Tiefe. Da die Retina auch hier nur der innersten Zapfenwölbung aufsitzt, kommt sie wiederum occipital bis nahe an die Hypodermis heran zu liegen, während sie rostral vom inneren Linsenwinkel an eine ganze Strecke des Linsenzapfens unbedeckt läßt, der nun eine sehr schöne, typische rostrale Iris anliegt. An querer Breite mißt dabei die Retina 50 μ im Längs- und 65 μ im Querschnitte, die Stäbchenzone weist dazu eine Breite von durchschnittlich 10 μ auf. Die Zahl der Stäbchen des Ocellus mag gegen 100 etwa betragen.

♀. Weist bei *Lasius bruneus* also das ♂-Stirnauge unter den untersuchten *Lasius*-♂♂ die geringsten Größenabmessungen auf, so zeigt umgekehrt sein ♀-Ocellus die stärkste Ausbildung unter den *Lasius*-♀♀. Schon die Linse, die wieder eine ähnliche Form aufweist wie beim *fuliginosus*-♀ und die die im Längsschnitt nebenstehende Textfig. N darstellt, zeigt dies sofort, indem ihre Öffnungsweite 90 μ, ihre Tiefe 80 μ beträgt. Dementsprechend ist auch die Retina stark ausgebildet, sie mißt 85 μ im Längs- und 115 μ im Querdurchmesser, die Breite ihrer Stäbchenzone beträgt dabei ungefähr 10 μ im Mittel. Da sie ebenfalls wiederum nur den occipitalen Teil der inneren Linsenwölbung bedeckt, so liegt auch hier dem rostralen Teil derselben eine wohl ausgebildete rostrale Iris an. Die Gesamtzahl aller Stäbchen des Ocellus muß man auf ungefähr 225 schätzen.

Lasius niger L. ☿, ***L. bruneus*** Lart. ☿, ***L. emarginatus*** Olivier ☿.

Die ☿-Stirnaugen dieser 3 Arten, die man ja auch lediglich als Rassen ein und derselben Species auffassen kann, weisen ungefähr alle immer ein gleiches Bild auf, wie es die Fig. 9 für den *niger*-☿-Ocellus zeigt. Die Linse ist jetzt noch schwächer ausgebildet als bei der *fuliginosus*-☿, und insbesondere finden wir statt der Zapfenform von dort, hier nur noch eine flache innere Wölbung, so daß ihre Tiefe nur noch 12 μ ausmacht. Alle Verhältnisse der Retina sind im übrigen ungefähr noch genau die gleichen wie bei der *fuliginosus*-☿.

Lasius flavus Fabr.

♂. Auch beim *flavus*-♂ weist der Ocellus nur geringe Größenabmessungen auf, doch sind alle seine Maße wenigstens noch um einiges größer als beim *bruneus*-♂. Ähnlich wie dort zeigt seine Linse, welche die beistehende Textfig. O im Längsschnitt wiedergibt, auch hier eine zwar nicht mehr so regelmäßige, aber doch noch schön ausgeprägte Zapfenform, deren Öffnungsweite 55 μ, deren Tiefe 40 μ beträgt. Da auch hier nur die innerste Linsenwölbung von der Retina bedeckt wird, so ist sowohl rostral wie auch occipital je eine Iris ausgebildet, von denen die erstere der mehr flach gewölbten Linsenpartie anliegt. Die Retina selbst mißt hier 55 μ im Längs- und 80 μ im Querdurchmesser, ihre Stäbchenzone ungefähr 7,5 μ mittlerer Breite. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag mit 200 ungefähr richtig angegeben sein.

Fig. O.
Lasius flavus-♂.
Medianocelluslinse, sagittal
(auf $^4/_5$ verkl.).

Fig. P.
Lasius flavus-♀.
Medianocelluslinse, sagittal
(auf $^4/_5$ verkl.).

♀. Zeigt also bei *Lasius flavus* der ♂-Ocellus nur eine verhältnismäßig geringe Ausbildung, so ist auch hier wieder gerade umgekehrt das ♀ Auge sehr stark entwickelt. Zwar zeigt seine Linse in ihrer Form eine gewisse Ähnlichkeit mit der des *niger*-♀, doch ist hier sowohl die rostrale wie auch occipitale Partie der inneren Linsenwölbung etwas anders gestaltet als dort und zwar so, wie es besser als jegliche Beschreibung nach einem Längsschnitte die nebenstehende Textfig. P verdeutlichen wird. Ihre Maße sind dabei mit einer Öffnungsweite von 90 μ und einer Tiefe von 60 μ etwas größer als bei jener. Da auch hier die Retina nur die occipitale Linsenwölbung umfaßt, so ist wiederum rostral eine stattliche Iris ausgebildet. Die Maße der Retina sind im übrigen im Verhältnis zu der großen Linse nur gering und betragen 60 μ im größten Längs- und 75 μ im größten Querdurchmesser, ihre Stäbchenzone weist eine Breite von durchschnittlich 7,5 μ auf. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag mit 250 nicht zu niedrig geschätzt sein.

☿. Eine noch weit geringere Ausbildung, als wir sie schon bei den *fuliginosus-*, *niger-*, *bruneus-* und *emarginatus*-☿☿ finden, weisen wie Fig. 10 es deutlich zeigt, die Stirnaugen der *flavus*-☿☿ auf. Da hier weder nach außen noch auch nach innen eine rechte Linsenwölbung in den meisten Fällen mehr zu erkennen ist, so kann man jetzt eigentlich nicht mehr von einer Linsenbildung, sondern nur von einer hier vorhandenen unpigmentierten Stelle der Cuticula sprechen, die das Licht zur Retina durchläßt. Die Retina, die dieser Stelle aufsitzt, weist ebenfalls mit nur 15 μ größter Breite im Längs- und auch im Querdurchmesser wiederum kleinere Werte auf als bei den übrigen *Lasius*-☿☿. In ihr sind Stäbchen zwar nur noch sehr schwach und undeutlich zu erkennen, aber doch noch in einer Gesamtzahl von etwa 12–16 vorhanden. Auffallenderweise zeigt die Mehrzahl aller *flavus*-☿☿ nur sehr wenig Pigment in ihrer Retina, doch kommen wiederum auch einzelne Individuen vor, die gerade entgegengesetzt eine sehr starke Pigmentierung aufweisen.

Camponotus ligniperdus Latr., *C. herculeanus* L.

Beide Arten, die ja eigentlich auch nur Rassen ein und derselben Species darstellen, zeigen in ihren Stirnaugen nicht die geringsten Unterschiede, so daß ich sie zusammen besprechen werde.

♂. Das Punktauge des *Camponotus*-♂ weist, wie Fig. 11 es zeigt, wieder eine ähnliche Gestalt auf, wie wir sie ja bei so vielen

♂♂-Ocellen vorfinden. So bietet die Linse, deren Öffnungsweite 65 μ, deren Tiefe 75 μ beträgt, auch hier eine typische Zapfenform dar, auf dessen innerster Wölbung wieder die Retina hutförmig aufsitzt. Letztere zeigt genau so wie auch die nur rostral angelegte Iris keine abweichenden Besonderheiten von der üblichen Form und weist im Längsdurchmesser eine quere Breite von 80 μ, im Querdurchmesser eine solche von 90 μ auf, während ihre Stäbchenzone durchschnittlich 13 μ breit ist. Die Gesamtzahl aller ihrer Stäbchen mag sich auf ungefähr 200 belaufen.

♀. Der Ocellus des *Camponotus*-♀, den Fig. 12 im Längsschnitt wiedergibt, bietet eine wesentlich andere Gestalt dar als bei allen bisher untersuchten ♂♂ und ♀♀, insofern nämlich, als seine Linse und durch sie bedingt auch seine rostrale Iris bedeutend anders gestaltet ist als bei jenen. Zwar zeigt die Linse im Grunde genommen auch hier wieder eine Art Zapfenform, doch bildet dieser Zapfen nur den occipitalen Teil der inneren Linsenbegrenzung, während der größere rostrale Teil von einer nach auswärts gewölbten Fläche begrenzt wird, die auf Längsschnitten so in Erscheinung tritt, daß sie aus der rostralen Zapfenlängsseite allmählich hervorgehend der äußeren Linsenwölbung parallel läuft, um dann am rostralen Linsenwinkel in die innere Cuticulabegrenzung überzugehen. Die Maße der Linse sind dabei relativ groß und betragen je 105 μ in Öffnungsweite und Tiefe. Da auch hier die Retina nur die innerste Zapfenwölbung umfaßt, so bleibt der ganze große rostrale Linsenabschnitt von ihr unbedeckt, dem sich nun in seiner ganzen Ausdehnung eine schön ausgebildete rostrale Iris anlegt, deren Gestalt besser als eine Beschreibung die Fig. 12 (*ro. ir*) verdeutlichen wird. Auffallend an dieser Iris ist dabei außer ihrer eigentümlichen Lage und Gestalt noch der Umstand, daß, obwohl sie an Stellen der Linse liegt, wo, wie man annehmen sollte, doch Licht in das Kopfinnere eintreten dürfte, sie dennoch keinerlei Pigment in ihren Zellen aufweist. Die Retina selbst zeigt ungefähr genau die gleiche Gestalt wie beim ♂, und auch ihre Größenabmessungen sind ähnlich wie dort, ihr querer Längsdurchmesser beträgt 80 μ, ihr Querdurchmesser 95 μ und die Breite ihrer Stäbchenzone, die etwas größer als beim ♂ ist, gegen 15 μ im Mittel. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag sich auf ungefähr 290 beziffern.

☿☿. Die ☿☿ von *Camponotus* lassen weder äußerlich noch auch auf Schnitten irgendwelche Spuren von Ocellen oder Ocellar-

resten erkennen, dagegen weisen sie im Gehirn noch die „Ocellarglomerulen“ auf, die ja übereinstimmend von allen Autoren als zum Fasersystem der Ocellarnerven gehörig aufgefaßt werden, so daß wir also wohl mit Sicherheit sie hier als letzte Spuren von ehemals vorhandenen Ocellen erklären dürfen. Ferner ist im Gehirn der *Camponotus*-☿☿ auch noch die sogenannte „Ocellarbrücke“ zu erkennen, jene Faserbrücke, die von Jonescu bei der Arbeitsbiene als zum System der Ocellenfasern in Beziehung stehend angesehen wird; da neuerdings aber gerade unter Bezugnahme auf ihr Vorkommen bei den ocellenlosen *Camponotus*-☿☿ ihre Zugehörigkeit zu den Ocellen von v. Alten bestritten wird, so lasse ich es dahingestellt, ob man, wie zu vermuten, auch diese „Ocellarbrücke“ hier als einen Rest früherer Stirnaugen ansehen darf.

B. Unterfamilie Myrmicinae.

Myrmica.

Da die einzelnen Arten der Gattung *Myrmica* im Bau ihrer ♂♂- und ☿☿-Ocellen gewöhnlich nur geringfügige Unterschiede aufweisen, die entweder durch wechselnde Größenabmessungen oder durch eine jeweils etwas veränderte Linsenform bedingt, so werde ich ♂- und ☿-Stirnauge nur bei *Myrmica rubida* an der Hand von vollständigen Abbildungen einer ausführlichen Besprechung unterziehen, während ich bei den übrigen Arten mich darauf beschränken werde, unter Hinweis auf die jedesmal als Textabbildung beigegebene Gestalt ihrer Linse im Längsschnitt lediglich kurz die einzelnen Maße anzugeben. Da auch die ☿☿ in bezug auf die einzelnen Rückbildungsstufen ihrer Ocellen immer genau die gleichen Bilder zeigen, so werde ich sie ebenfalls im Zusammenhang besprechen.

Myrmica rubida Latr.

♂. Der Ocellus des *rubida*-♂, den Fig. 13 wiedergibt, ähnelt in seiner Gestalt wieder sehr dem Bilde, das wir beim *Formica pratensis*-♂ finden, nur daß hier die Größenmaße aller Teile etwas geringer sind als dort. Die Linse hat eine gleiche zapfenförmige Gestalt wie bei jenem, weist aber nur eine Öffnungsweite von 85 μ und eine Tiefe von 95 μ auf. In ähnlicher Gestalt und Lage wie dort ist auch hier sowohl eine rostrale wie auch eine kleine occipitale Iris ausgebildet. Die Retina ist sehr stattlich entwickelt und zählt gegen 100 μ im größten Längs-, gegen 125 μ im größten

Querdurchmesser, ihre Stäbchenzone weist dabei eine durchschnittliche Breite von 12,5 μ auf. Die Gesamtzahl der Stäbchen des Ocellus mag sich auf ungefähr 375 belaufen.

♀. Der *rubida*-♀-Ocellus, den die Fig. 14 im Längsschnitt wiedergibt, weist, wenn er auch dem ♂-Auge sehr ähnelt, doch einige Besonderheiten auf, und insbesondere sind alle seine Größenabmessungen etwas geringer als bei jenem. So zeigt seine Linse, deren Form hier insofern etwas anders gestaltet ist als die zapfenförmige Einbuchtung, deren innerste Wölbung dazu stark abgeflacht ist, nur noch den größeren occipitalen Teil der inneren Linsenbegrenzung darstellt, während der kleinere rostrale von einer ähnlich wie beim *Camponotus*-♀, aber nicht so mächtig wie dort gestalteten Wölbung gebildet wird, eine Öffnungsweite von 75 μ und eine Tiefe von 70 μ auf. Eine Iris ist auch hier wieder sowohl occipital als auch ganz besonders tief rostral ausgebildet. Die Retina, welche keine große Besonderheiten aufweist, besitzt einen größten Längsdurchmesser von 70 μ und einen größten Querdurchmesser von 100 μ, während die Breite ihrer Stäbchenzone gegen 12 μ beträgt. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag wohl mit etwa 240 richtig angegeben sein.

Myrmica ruginodis Nyl.

♂. Der *ruginodis*-♂-Ocellus ist in allen seinen Teilen geringer ausgebildet als beim *rubida*-♂, so besitzt seine Linse, deren Gestalt im Längsschnitt nebenstehende Textfig. Q wiedergibt, eine Öffnungsweite von nur 50 μ und eine Tiefe von 60 μ. Eine Iris ist in der üblichen Gestalt sowohl rostral als auch occipital sehr schön ausgebildet. Entsprechend den geringeren Größenabmessungen der Linse weist auch die Retina hier geringere Maße auf als beim *rubida*-♂ und zählt im größten Längsdurchmesser 60 μ und im größten queren 80 μ, die Breite ihrer Stäbchenzone beträgt etwa 15 μ im Mittel. Die Gesamtstäbchenzahl des Auges beläuft sich auf ungefähr 225 Stäbchen.

♀. Auch beim *ruginodis*-♀ bietet der Ocellus wieder ein ähnliches Bild dar wie beim *rubida*-♀, doch zeigt die Linse, deren nur gering anders gestaltete Form im Längsschnitt nebenstehende Fig. R wiedergibt, hier nur noch eine Öffnungsweite sowie auch eine Tiefe von je 60 μ. Eine Iris ist auch hier rostral sehr schön ausgebildet, während occipital nur eine geringe Andeutung einer solchen Bildung vorhanden ist. Den geringeren Linsendurchmessern ent-

sprechend sind auch hier die Maße der Retina etwas geringer als beim *rubida*-♀ und betragen 65 μ im Längs- und 75 μ im Querdurchmesser, während die Breite ihrer Stäbchenzone sich auf nur 10 μ beläuft. Die Gesamtzahl aller Stäbchen mag ungefähr 150 betragen.

Fig. Q.
Myrmica ruginodis-♂.
Medianocelluslinse, sagittal
(auf $^4/_5$ verkl.).

Fig. R.
Myrmica ruginodis-♀.
Medianocelluslinse, sagittal
(auf $^4/_5$ verkl.).

Fig. S.
Myrmica laevinodis-♂.
Medianocelluslinse,
sagittal
(auf $^4/_5$ verkl.).

Fig. T.
Myrmica lobicornis-♂.
Medianocelluslinse,
sagittal
(auf $^4/_5$ verkl.).

Fig. U.
Myrmica lobicornis-♀.
Medianocelluslinse,
sagittal
(auf $^4/_5$ verkl.).

Myrmica laevinodis Nyl.

♂. Der *laevinodis*-♂-Ocellus bietet wieder eine ähnliche Gestalt dar wie beim *ruginodis*-♂. Seine Linse, deren Gestalt im Längsschnitt die vorstehende Textfig. S verdeutlichen soll, weist eine Öffnungsweite von 65 μ bei einer Tiefe von 60 μ auf. Eine Iris ist occipital wieder nur schwach, rostral dagegen sehr schön ausgebildet. Die Retina weist in querer Breite im Längsschnitt gegen 55 μ, im Querschnitt 70 μ, ihre Stäbchenzone eine Breite von durchschnittlich 15 μ auf. Die Gesamtzahl aller Stäbchen beläuft sich ungefähr auf 170.

Myrmica lobicornis Nyl.

♂. Die Linse des *lobicornis*-♂-Ocellus, deren Form, wie die Textfig. T es zeigt, wieder sehr derjenigen des *rubida*-♂ ähnelt, besitzt eine Öffnungsweite wie auch eine Tiefe von je 60 μ. Die Irisverhältnisse sind die gleichen wie beim *rubida*-♂, und auch die Retina ist hier ähnlich stark entwickelt wie dort und weist einen größten Längsdurchmesser von 70 μ und einen solchen Querdurchmesser ven 100 μ auf, ihre Stäbchenzone zeigt dabei eine mittlere Breite von ungefähr 12,5 μ. Die Gesamtstäbchenzahl des Auges ist auf ungefähr 200 Stäbchen zu schätzen.

♀. Das ♀, das eine auffallend starke Cuticula aufweist, zeigt eine Linsenform, wie sie die Textfig. U darstellt und deren Öffnungsweite 75 μ, deren Tiefe 70 μ beträgt. Iris und Retina zeigen auch hier wieder die übliche Gestalt, letztere mißt dabei 60 μ im größten Längsdurchmesser und 80 μ im größten Querdurchmesser, ihre Stäbchenzone weist eine Breite von 12,5 μ im Mittel auf. Die Gesamtstäbchenzahl beziffert sich auf ungefähr 175 Stäbchen.

Myrmica scabrinodis Nyl.

♀. Das ♀ von *scabrinoides* zeigt fast genau das gleiche Bild wie beim *lobicornis*-♀ und auch alle Maße sind hier fast die gleichen wie dort.

Mrmyica rubida Latr. ☿, *M. ruginodis* Nyl. ☿, *M. laevinodis* Nyl. ☿, *M. rugulosa* Nyl. ☿, *M. lobicornis* Nyl. ☿, *M. scabrinodis* Nyl. ☿.

Die ☿☿ der verschiedenen *Myrmica*-Arten, die nach den Angaben der systematischen Werke ja überhaupt keine Ocellen mehr besitzen

sollen, zeigen bei einer genaueren Untersuchung auf Schnitten, daß zwar ein kleiner Teil von ihnen tatsächlich gar keine Spuren von Stirnaugen mehr aufweist, daß aber die weitaus größte Mehrzahl doch noch Reste derselben in Gestalt von bald gering bald stärker ausgebildeten Ocellarrudimenten besitzt, ja endlich, daß einige wenige Individuen sogar noch Punktaugen von einer Ausbildung aufweisen, wie wir sie sonst in gleicher Form bei den *Lasius fuliginosus*-☿☿ finden, Ocellen, die dann sogar an den Köpfen schon äußerlich durch das Vorhandensein von sehr kleinen, aber doch noch sichtbaren Linsen zu erkennen sind. Da hier also die einzelnen ☿☿-Köpfe, ja in der Regel sogar am gleichen Kopf die 3 Einzelstirnaugen eine sehr stark variierende Ausbildung zeigen, so sind wir durch diesen günstigen Umstand in der Lage, alle nur möglichen Stufen der Ocellenrückbildung von einem Stadium an, das ungefähr dem der *fuliginosus*-☿☿ entspricht, bis zum völligen Verschwinden jeglicher Ocellarreste hier an den Köpfen ein und dergleichen Art zu verfolgen. Da aber einzelne Rudimentationsstufen nur sehr selten am erwachsenen Tier vorkommen, so daß ich das eine Stadium zufällig gerade besser bei der einen *Myrmica*-Art, ein anderes wiederum bei einer zweiten fand, und da ferner die sich entsprechenden Stadien bei den verschiedenen *Myrmica*-Arten sich ja vollkommen gleichen, so werde ich im Folgenden lieber die einzelnen Stufen der Rückbildung in zusammenhängender Reihe nach meinen jeweilig besten Schnitten beschreiben, ohne auf die Zugehörigkeit der einzelnen Bilder zu verschiedenen Arten Rücksicht zu nehmen.

Wie schon erwähnt, weisen einzelne *Myrmica*-☿☿ noch eine derart starke Ausbildung der Ocellen auf, daß diese dann schon äußerlich an den betreffenden Köpfen in gleicher Form wie bei den *Lasius fuliginosus*-☿☿ an ihren kleinen fast punktförmigen, aber doch noch gerade sichtbaren Linsen zu erkennen sind. Allerdings mag es wohl nur äußerst selten sein, daß alle drei Ocellen eines Kopfes gleichzeitig noch eine derartige, relativ hohe Stufe der Ausbildung erreichen, in der Regel findet sich vielmehr an ein und dem gleichen Kopf gewöhnlich nur noch ein Ocellus oder noch seltener 2 Ocellen in beliebiger Auswahl derart stark entwickelt, während dann die beiden übrigen bzw. der dritte zugehörige Ocellus äußerlich schon keine sichtbaren Spuren ihres Vorhandenseins mehr erkennen lassen. Auf Schnitten bieten diese noch derartig ausgebildete Stirnaugen mehr oder minder ein Bild dar, wie es vom Medianocellus einer *ruginodis*-☿ die Fig. 15 wiedergibt, eine Abbildung, die zudem

dasjenige *Myrmica*-☿-Auge darstellt, welches sich unter all den vielen bei weit über 300 *Myrmica*-☿-Köpfen auf Schnitten untersuchten Augen als das am allerstärksten ausgebildete zeigte. In seinem ganzen Aussehen ähnelt nun dieser Ocellus sehr dem Bilde, wie wir es bei dem in Fig. 8 abgebildeten *fuliginosus*-☿-Auge finden, nur daß alle Verhältnisse hier noch etwas stärker ausgebildet sind als dort. So zeigt die Linse, die auch hier nur sehr klein ist und eine Öffnungsweite von nur 10 μ aufweist, ähnlich wie dort eine sehr schön ausgebildete innere zapfenförmige Einbuchtung, einen Zapfen, der dazu bedeutend größer und besonders bedeutend tiefer ist als bei jenem, so daß die Tiefe der Linse 27 μ beträgt. Gleich wie dort ist auch hier, obwohl die Retina nur der innersten Zapfenwölbung aufsitzt, dennoch zwischen ihr und den beiden Linsenwinkeln weder rostral noch auch occipital irgendwelche Irisbildung mehr angedeutet, sondern Zellen von genau der gleichen Form wie in der Hypodermis überziehen die von der Retina unbedeckten Längsseiten des Zapfens. Die Retina selbst weist entsprechend den geringeren Größenverhältnissen der Linse natürlich ebenfalls nur geringe Abmessungen auf, indem sie eine größte Breite von je 25 μ sowohl im Längs- als auch im Querdurchmesser besitzt, doch zeigt sie im kleinen noch immer genau den gleichen typischen feineren Aufbau, wie wir ihn bei allen bisher untersuchten Ocellen vorfinden, und weist auch noch in ihrer pigmentlosen Zone deutlich erkennbare Stäbchen auf, die in einer Gesamtzahl von etwa 25 im ganzen Ocellus vorhanden sein mögen. Als einzige auffallende Besonderheit zeigt hier die Retina jedoch, wenigstens bei dem abgebildeten Auge, eine Pigmentverteilung, wie wir sie bisher nirgends beobachtet haben, indem hier das Pigment nicht nur in der bekannten Art und Weise in der sog. „Pigmentzone“ lediglich distal von den Sehzellenkernen liegt, sondern indem hier auch zahlreiche dicht gelagerte Pigmentkörnchen die Kerne rings umgeben, ja endlich indem sich Pigment sogar noch proximal von den Kernen in den zu den Nervenfortsätzen sich verjüngenden Teilen der Sehzellen findet. Diese besondere Art der Pigmentverteilung, die in mehr oder minder der gleichen Weise auch bei allen übrigen Stadien der Ocellenrückbildung und zwar bei sämtlichen *Myrmica*-Arten sich findet, ist jedoch nicht absolut charakteristisch für die *Myrmica*-☿☿, insofern nämlich, als immer auch einzelne Individuen vorkommen, die wieder die sonst allgemein verbreitete Art der Pigmentverteilung aufweisen. Die Art der Pigmentierung und besonders die Stärke derselben ist eben jetzt und in noch viel

stärkerem Maße bei den nun noch folgenden Stadien der Rückbildung eine individuell sehr variierende, so daß z. B. das eine Auge oft recht viel, ein anderes wiederum nur sehr wenig Pigment aufweisen kann.

Zwischen einer solchen Ausbildungsstufe des *Myrmica*-☿-Ocellus und einer Form des Stirnauges, wie wir sie nun im Folgenden an der Hand der Fig. 16, welche einen Medianocellus einer *rugulosa*-☿ wiedergibt, besprechen wollen, finden sich alle nur möglichen fließenden Übergänge, die sich hauptsächlich dadurch charakterisieren, daß bei ihnen die Linse und besonders deren innere Begrenzung eine von Stufe zu Stufe immer geringere Wölbung aufweist, bis endlich sowohl äußere wie auch innere Linsenwölbung derart gering ist, daß man eigentlich nicht mehr von einer Linse, sondern nur noch von einer das Licht zur Retina durchlassenden unpigmentierten Stelle der Cuticula sprechen kann, ein Verhältnis, wie wir es eben in Fig. 16 vorfinden. Obwohl hier die Öffnungsweite dieser Art von Linse noch ungefähr genau den gleichen Wert aufweist wie bei dem vorhergehend besprochenen *Myrmica*-☿-Ocellus, so ist hier an Stelle des schönen tiefen Zapfens von dort nur noch eine derart flache innere Linsenwölbung vorhanden, daß die Gesamttiefe der Linse kaum größer ist als die Tiefe der sonstigen Cuticula. Eine corneagene Schicht ist ebenfalls nur sehr gering ausgebildet, dazu weisen ihre kleinen, fast stäbchenförmigen Kerne eine eigenartige Lagerung auf, indem sie von den Seiten her sich etwa dachziegelartig teilweise überlagern, so daß man den Eindruck bekommt, als wäre die ganze corneagene Schicht von den benachbarten dazu stark verschmälerten und verlängerten Hypodermiszellen auf einen möglichst geringen Raum zusammengedrängt. Die Retina selbst, die im übrigen noch fast die gleichen Größenabmessungen wie auf dem in Fig. 15 abgebildeten Stadium aufweist, sitzt nun entsprechend der fast flachen inneren Linsenbegrenzung dieser nicht mehr mit einem etwa becherförmigen, sondern mit einem fast planen und dabei stark verjüngten distalen Ende auf und liegt dazu den benachbarten occipitalen Hypodermiszellen auf eine ganze Strecke hin eng an. Dazu findet sich bei dem gerade abgebildeten Schnitt noch eine Verbindung zwischen Retina und der Basalmembran der Hypodermis in Gestalt einer jener „protoplasmatischen Verbindungsstränge“, wie wir sie bei den nun folgenden Stufen der Ocellenrudimentation öfters, ja ziemlich konstant finden. In der Retina selbst ist zwar auch auf diesem Rückbildungsstadium noch deutlich eine distale völlig pig-

mentfreie Zone ziemlich scharf abgegrenzt, doch sind in dieser Stäbchen schon nicht mehr mit aller Sicherheit nachzuweisen, wenn sie auch gleich vermutlich noch vorhanden sind. Ferner findet sich, in dem abgebildeten Schnitt wenigstens, eine ziemlich unregelmäßige Lagerung der Sehzellen bzw. ihrer Kerne, doch ist dieser Befund lediglich ein zufälliger und für das betreffende Rückbildungsstadium nicht absolut charakteristischer, insofern nämlich, als andere Augen von der gleichen Rudimentationsstufe wieder die gewohnte normale Sehzellenlagerung aufweisen, doch ist dieses Abweichen von der gewohnten Norm immerhin ein Zeichen dafür, daß jetzt sogar Verhältnisse zu variieren beginnen, deren genaueste Ausbildung für das Funktionieren des Auges sonst unumgänglich notwendig ist. Ferner zeigt auch das Pigment in dem zur Zeichnung herangezogenen Schnitte wieder ein besonderes Verhalten, indem es hier in sehr grobscholligen Körnchen vorhanden ist, ebenfalls wieder ein rein zufälliger Befund, da eben diese Pigmentverhältnisse, wie schon erwähnt, jetzt eine sehr starke individuelle Variation zeigen.

Eine weitere Stufe der Ocellenrückbildung stellt vom Medianocellus einer *rugulosa*-☿ die Fig. 17 dar. Auf diesem Stadium der Rudimentation ist jetzt eine Linse oder eine das Licht zur Retina durchlassende Stelle der Cuticula überhaupt nicht mehr vorhanden, sondern gewöhnliche pigmentierte Cuticula zieht lückenlos über die Stelle hinweg, wo die Retina resp. die corneagene Schicht noch dieselbe erreicht, doch ist hier wenigstens als letzte Andeutung der ehemaligen Linsenbildung noch eine deutliche Verdünnung der Cuticulapigmentzone zu erkennen. Nicht mehr wie bisher überall sitzt nun die Retina durch Vermittlung der corneagenen Schicht dieser Stelle direkt auf, sondern ihre corneagene Schicht ist hier von der Retina aus gleichsam in eine Spitze ausgezogen, die nur sehr schmal ist, und lediglich dieser nur sehr schmale Teil der corneagenen Schicht reicht noch zwischen den Hypodermiszellen hindurch bis an die Cuticula heran. In dieser, körperlich gedacht, etwa kegelförmigen corneagenen Schicht liegen die einzelnen stäbchenförmigen Kerne sehr dicht nebeneinander, bieten aber noch die gleichen Verhältnisse in bezug auf Kernstruktur und Färbbarkeit dar wie sonst überall. Die Retina selbst weist zwar wieder die gleichen Größenabmessungen wie bei den beiden vorhergehend beschriebenen Stadien auf, doch ist in ihr, obwohl ihre Sehzellen wieder die gewohnte normale Lage und obwohl ihr Pigment sonst auch wieder die gleiche Verteilung zeigt wie bei dem in Fig. 15 ab-

gebildeten Auge, hier keinerlei pigmentlose Zone mehr ausgebildet, noch sind in ihr auch Stäbchen irgendwie mehr zu erkennen. Auch bei diesem Auge finden sich sogar mehrere protoplasmatische Verbindungsstränge zwischen Retina und Hypodermis, doch sind diese in der Zeichnung deshalb nicht zu bemerken, weil sie mehr lateral an der Retina inserieren. Im allgemeinen ist dieses eben beschriebene Stadium eines derjenigen, die sich am seltensten finden, so daß ich es bei meinen weit über 300 auf Schnitten durchmusterten Köpfen nur 2mal auffinden konnte.

Ein ebenso seltenes noch weiteres Stadium der Ocellenrudimentation zeigt die Fig. 18, die einen Schnitt durch einen Lateralocellus einer *rubida*-☿ darstellt, der ungefähr in dessen Symmetrieebene verläuft. Hier ist ebenfalls gar keine Spur von Linsenbildung mehr vorhanden, ja die Retina erreicht jetzt sogar noch nicht einmal mehr mit der auch hier zu einer Spitze ausgezogenen corneagenen Schicht die Cuticula, sondern liegt zwischen dieser und dem Gehirn und ist durch eine ganze Zahl von unter sich anastomosierenden Verbindungssträngen, die an ihr und an ihrer spitz ausgezogenen corneagenen Schicht inserieren, gleichsam an der Hypodermis aufgehängt. Im übrigen weist die Retina selbst wieder fast die gleichen Größenabmessungen auf wie bei all den bisher besprochenen Stadien und zeigt auch, obwohl sie noch eine Art von distaler pigmentloser Zone erkennen läßt, in dieser doch ebenfalls keine Stäbchen mehr, zudem bietet sie auch wieder eine ähnliche unregelmäßige Sehzellenlagerung dar, wie wir sie ja schon an der Hand der Fig. 16 oben besprochen haben. Ein eigentlicher Nerv ist auf dieser Stufe der Rudimentation schon nicht mehr vorhanden, da die Retina hier proximal bis direkt an das Gehirn heranreicht.

Das nunmehr folgende Stadium der Ocellenrückbildung zeigt uns vom Medianocellus einer *laevinodis*-☿ die Fig. 19, eine Rudimentationsstufe, wie sie sich wohl am allerhäufigsten bei den *Myrmica*-☿☿ findet. Und zwar bietet hier der Stirnaugenrest sich dar als ein etwa birnenförmiger Körper, der dem Gehirn direkt aufsitzt und mit seiner proximal gelegenen Spitze schon etwas in dasselbe eingelagert ist. In seinem feineren Aufbau zeigt dieses Ocellarrudiment an seinem distalen stumpfen Ende, das in anderen Fällen der gleichen Rückbildungsstufe oft auch mehr spitz gestaltet sein und dann auch in der bekannten Art und Weise protoplasmatische Verbindungsstränge zur Hypodermis aufweisen kann, eine geringe An-

zahl von kleineren Kernen, die trotz ihrer jetzt rundlichen Gestalt sich doch durch ihre typische Chromatinverteilung und Färbbarkeit als die Überreste ehemaliger corneagener Kerne erweisen. Sonst besteht der ganze übrige birnenförmige Körper aus typischen Sehzellenkernen, die zwar sehr unregelmäßig gelagert, aber doch alle wenigstens so gerichtet sind, daß ihre Längsachsen ungefähr in die Verlängerung der Bahn der Nervenfasern fallen, die von der proximalen Spitze des Rudiments aus gleichsam wie ein Stiel des birnförmigen Körpers in das Gehirn einstrahlen, dazu sind sämtliche Sehzellenkerne noch von zahlreichen Pigmentkörnchen umlagert.

Einen noch etwas stärkeren Grad der Ocellarrudimentation zeigt uns vom mittleren Stirnauge einer *laevinodis*-☿ die Fig. 20. Hier liegt jetzt der noch immer etwa spindel- bis birnenförmige Stirnaugenrest fast ganz im Gehirn, so daß er von den Seiten her schon vollständig von den Ganglienzellen desselben umschlossen wird und nur noch mit seinem auch hier spitz ausgezogenen distalen Ende, das wiederum noch deutlich erkennbare Überbleibsel ehemaliger corneagener Zellen enthält und von dem aus auch hier feine protoplasmatische Stränge zur Hypodermis ziehen, etwas über das Niveau der Gehirnoberfläche herausragt. Im übrigen bietet sonst dieser Ocellarrest in bezug auf die Lagerung der einzelnen Sehzellenkerne, die Verteilung des Pigments usw. wieder genau die gleichen Verhältnisse dar wie bei dem vorhergehend beschriebenen Stadium.

Ein etwa gleiches Stadium der Rudimentation aber im Horizontalschnitt zeigt die Fig. 21 vom Medianocellus einer *rubida*-☿, ein Bild, das an und für sich zwar nichts Neues bietet, aber doch sehr geeignet ist, uns das allmähliche Eindringen der Stirnaugenreste in das Gehirn verständlich zu machen. Auch hier finden wir genau in der gleichen Weise wie bei dem vorhergehend beschriebenen Stadium den Ocellarrest schon fast allseitig von Ganglienzellen umschlossen im Gehirn liegen und nur noch mit seinem distalen Ende die Oberfläche desselben erreichen. Zieht man aber den zweitnächsten, hier nicht abgebildeten, Schnitt durch das gleiche Rudiment, der dasselbe mehr dorsal und gerade nur noch tangential trifft, zur Untersuchung heran, so bietet dieser etwas andere Verhältnisse dar, insofern als hier das dorsal angeschnittene Stück des Stirnaugenrestes nicht mehr seitlich von Ganglienzellen eingeschlossen wird, sondern vollkommen frei und durch je einen kleinen Zwischenraum von den Ganglienzellenmassen der beiden inneren Becher getrennt in der Spalte zwischen beiden Hemisphären des Gehirns liegt,

die der dorsalen Medianrinne desselben entspricht. Es ergibt sich also aus dem Vergleich beider Schnitte, daß in unserem Falle das Ocellarrudiment so im Grunde der Rinne zwischen beiden Gehirnhemisphären eingekeilt liegt, daß es schon nach ventral und seitlich von Ganglienzellen dicht umschlossen wird und nur noch mit seinen dorsalen Teilen frei an das Kopfinnere angrenzt. Bei einer derartigen Lagerung des Ocellarrudiments ist es nun leicht verständlich, daß dann selbst das geringste Wachstum des Gehirns und besonders der Ganglienzellenmassen seiner inneren Becher zur Folge haben muß eine auch dorsale Überwachsung des Stirnaugenrestes und somit eine nunmehr vollständige Einschließung desselben in das Gehirn, ein Vorgang, wie er sich in der Tat, wie wir sehen werden, entwicklungsgeschichtlich abspielt und den Grund für das Eindringen der Ocellenreste in das Gehirn darstellt. Da bei diesem Vorgang des „Hineinwachsens in das Gehirn" natürlich wegen seiner Lage zuerst immer die mittlere und dann erst die beiden lateralen Stirnaugenreste überwachsen werden können, so ist es auch leicht erklärlich, daß man bei Köpfen, die bei allen 3 Stirnaugen derartige Stufen der Rudimentation aufweisen, fast ausnahmslos das mittlere Rudiment gewöhnlich schon im Gehirn liegend findet, während die beiden seitlichen noch in der oben beschriebenen birnenförmigen Gestalt diesem dicht aufsitzen.

Zwei Stadien, bei denen die Stirnaugenreste vollkommen im Gehirn liegen, zeigen nunmehr die beiden Figg. 22 u. 23, von denen das erste den Lateralocellus einer *rubida*-☿, das letztere das mittlere Stirnauge einer *rugulosa*-☿ darstellt. Während aber bei dem ersteren Schnitt das Ocellarrudiment mit seinem distalen Ende gerade noch bis an das Neurilemm der Gehirnoberfläche heranreicht, finden wir bei dem zweiten Bilde die Überreste des ehemaligen Auges bereits mitten im Gehirn rings von Ganglienzellen umschlossen an einer Stelle etwa liegen, wo sonst die Nervenfasern des mittleren Stirnauges ihren Verlauf nehmen. Auf beiden Bildern zeigt das Rudiment im Grunde genommen immer noch jene spindlige bis birnenförmige Gestalt, die wir ja mehr oder minder in der gleichen Form bei allen Stufen der Rudimentation vorfinden und läßt auch noch im feineren Aufbau fast genau die gleichen Verhältnisse erkennen, wie wir sie schon bei den vorhergehend besprochenen Stadien beschrieben haben. So finden sich am distalen Ende des Rudiments auch hier noch, allerdings nur bei dem ersten Schnitt noch deutlich, Überreste der ehemaligen corneagenen Kerne, die jetzt nur

noch schwer von den sie umgebenden ebenfalls rundlichen und auch eine ähnliche Färbbarkeit und Kernstruktur aufweisenden Ganglienzellen zu unterscheiden sind, da letztere oft ebenfalls nur sehr kleine Kerne darstellen. Sehr gut sind dagegen noch die Überbleibsel der ehemaligen Sehzellen an deren länglich ovalen Kernen zu erkennen, die dazu gewöhnlich noch rings von einer großen Zahl von Pigmentkörnchen umgeben sind und die, wenn sie auch gleich sehr unregelmäßig gelagert sind, doch wenigstens alle noch so angeordnet sind, daß ihre Längsachsen in die Verlängerung der Nervenfaserbahn fallen, die immer noch vom proximalen Ende des Rudiments aus in das Gehirn einstrahlt.

Als allerletzte Reste ehemaliger Stirnaugen finden sich, wie andere Schnitte es zeigen, auf Schnitten durch das Gehirn solcher *Myrmica*-☿☿, die sonst gar keine Spuren von Ocellen mehr erkennen lassen, oftmals doch noch Reste derselben in Gestalt von einigen wenigen Sehzellenkernen, die etwa an den Stellen liegen, wo sonst die letzten Stufen der Rudimentation zu finden sind und die sich außer durch ihre typische Form und Kernstruktur noch durch ihre gewöhnlich starke Pigmentierung als letzte Überbleibsel ehemaliger Sehzellen kennzeichnen.

Endlich finden sich auch bei den *Myrmica*-☿☿ immer einzelne Individuen, die selbst bei genauester Durchmusterung auf Schnitten nicht die geringsten Spuren ehemaliger Stirnaugen in irgendeiner Form mehr erkennen lassen.

Tetramorium caespitum L.

♂. Die *Tetramorium*-♂♂ zeigen in ihren Stirnaugen wieder fast die gleichen Formverhältnisse wie bei fast allen bisher untersuchten Ameisen-♂♂, nur daß hier die Größenabmessungen aller Teile des Auges entsprechend den geringen Maßen der ♂♂-Köpfe, nur sehr gering sind. So weist die Linse, deren Gestalt im Längsschnitt die Textfig. V wiedergibt und deren innere Wölbung auch hier von einem zwar nicht sehr tiefen und dazu innen ziemlich flach abgerundeten Zapfen gebildet wird, eine Öffnungsweite von 70 μ bei einer Gesamttiefe von gegen 65 μ auf. Eine Iris ist rostral sehr schön und sehr tief, occipital dagegen nur sehr gering und flach ausgebildet. Die Retina endlich, die nur der innersten flachen Wölbung des Linsenzapfens aufsitzt, zählt 60 μ im größten Längs- und 100 μ im größten Querdurchmesser, die Breite ihrer Stäbchenzone beträgt dabei ungefähr 15 μ im Mittel, im Gesamt mag die Re-

tina gegen 225 Stäbchen aufweisen, also eine für die geringen Maße relativ stattliche Zahl.

♀. Der Ocellus des *Tetramorium*-♀ bietet nun insofern ein etwas anderes Bild dar, als seine Linse, deren Gestalt beistehende Textfig. W zeigt, bedeutend geringer ausgebildet ist als beim ♂ und eher eine Form aufweist, wie wir sie bei den *Formica pratensis*-☿☿ finden. Ihre Abmessungen sind dabei ebenfalls nur geringe, indem sie eine Öffnungsweite von 40 μ und eine Tiefe von 35 μ besitzt. Eine Iris ist nur rostral, und zwar in sehr schöner und sehr tiefer Gestalt, zur Ausbildung gekommen, während occipital jegliche Andeutung einer Irisbildung fehlt und hier dazu die Retina bis direkt an die Hypodermis heran reicht. Die Retina selbst, die wieder die allgemein verbreitete Gestalt besitzt, zählt 40 μ im Längs- und nur noch 70 μ im Querdurchmesser, ihre Stäbchenzone eine mittlere Breite von gegen 10 μ. Die Gesamtzahl der Stäbchen ist entsprechend der geringeren Größenabmessungen der Retina hier natürlich bedeutend kleiner beim ♂ und auf ungefähr 150 zu schätzen.

☿. Die *Tetramorium*-☿☿ zeigen auf Schnitten entweder überhaupt keine Spuren von Ocellenresten oder aber, und das in der Mehrzahl, Bilder, die, von den geringeren Größenverhältnissen bei *Tetramorium* abgesehen, genau die gleichen Rudimentationstiefen darbieten, wie wir sie in Fig. 22 und 23 für die *Myrmica*-☿☿ beschrieben und abgebildet haben.

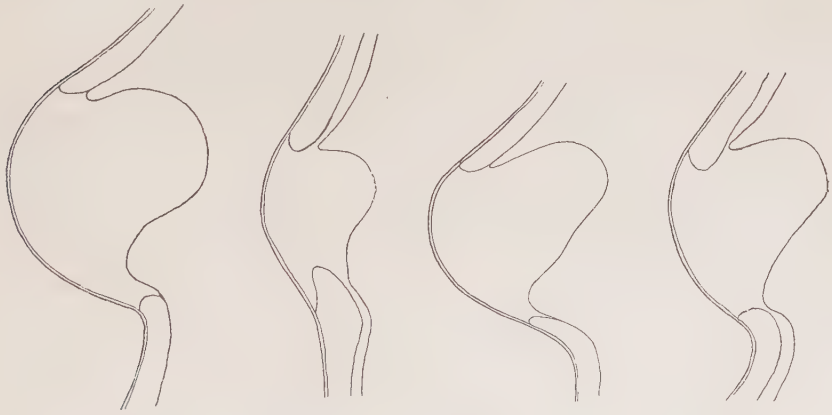


Fig. V. Fig. W. Fig. X. Fig. Y.

Fig. V. *Tetramorium caespitum*-♂. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. W. *Tetramorium caerpitum*-♀. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. X. *Solenopsis fugax*-♂. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).
Fig. Y. *Solenopsis fugax*-♀. Medianocelluslinse, sagittal (auf $^4/_5$ verkl.).

Solenopsis fugax LATR.

♂. Auch der *Solenopsis*-♂-Ocellus bietet wieder die übliche Gestalt eines Ameisen-♂-Auges dar. Die Linse, deren etwas schief zapfenförmige Gestalt im Längsschnitt Textfig. X wiedergibt, weist eine Öffnungsweite von 50 μ und eine Tiefe von 60 μ auf. Eine Iris ist auch hier in der üblichen Form, rostral sehr tief, occipital nur gering und sehr flach ausgebildet, und auch die Retina sitzt wieder in gleicher Form wie fast überall nur der innersten Wölbung des Linsenzapfens auf und mißt dabei an größter Breite im Längsschnitt 50 μ, im Querschnitt 70 μ, ihre Stäbchenzone weist eine durchschnittliche Tiefe von etwa 7,5 μ auf. Die Gesamtzahl aller Stäbchen des Auges mag dabei etwa 150 betragen.

♀. Das ♀ zeigt, wie schon die in Textfig. Y (S. 207) abgebildete Linsengestalt es darbietet, fast das gleiche Bild wie beim ♂. Die Linsenöffnungsweite beträgt hier wieder 50 μ, die Linsentiefe 55 μ, die Retina weist einen queren Längsdurchmesser von 60 μ und einen solchen Querdurchmesser von 75 μ sowie eine Breite der Stäbchenzone bis zu 12,5 μ auf. Die Gesamtstäbchenzahl mag sich auf gegen 180 belaufen.

☿. Sämtliche untersuchten ☿☿-Köpfe lassen trotz genauester Durchmusterung der einzelnen Schnitte keinerlei Reste von Stirnaugen mehr erkennen.

Leptothorax acervorum FABR. ☿, und *Messor barbatus* (RASSE?) ☿, ♃.

Sowohl die ☿☿ beider Arten wie auch die ♃♃ der letzteren lassen trotz genauester Untersuchung einer großen Anzahl von Köpfen doch keinerlei Spuren von Stirnaugen bei ihnen mehr auffinden.

C. Unterfamilie Dolychoderini.

Tapinoma erraticum LATR.

♀. ♂♂ dieser bei uns nicht allzu häufigen Art standen mir leider nicht zur Verfügung, so daß ich von den Ocellen der Geschlechtstiere nur den des ♀ beschreiben kann. Da der Kopf des *Tapinoma*-♀ an absoluter Größe dem des *Tetramorium*-♀ entspricht,

so muß man die Ausbildung seines Punktauges, das nach einem Längsschnitt die Fig. 24 wiedergibt, als eine im Verhältnis zu der Körpergröße nur äußerst geringe bezeichnen. So zeigt zwar die Linse eine Form wie wir sie ähnlich bei dem *Formica rufa*-♀ finden, doch beträgt ihre Öffnungsweite nur noch 25 μ ihre Tiefe 27 μ, also Maße, wie wir sie sonst bei den *Formica*-☿☿ finden. Eine Irisbildung ist nur rostral in der üblichen Form vorhanden, während occipital wohl aus Raummangel es nicht zur Ausbildung einer solchen gekommen ist. Die Retina sitzt auch hier wieder nur der innersten Zapfenwölbung auf und weist, wenn sie sonst auch die übliche Gestalt zeigt, nur geringe Abmessungen auf, indem sie eine größte Breite von 35 μ im Längs- und 40 μ im Querdurchmesser sowie eine durchschnittliche Tiefe der Stäbchenzone von 5 μ besitzt. Da jedoch die Größe resp. die Breite der einzelnen Sehzellen hier nur sehr gering ist, so mag die Gesamtzahl aller Stäbchen des Ocellus doch immerhin noch gegen 140 betragen.

☿. Die *Tapinoma* ☿☿ lassen wiederum trotz genauester Durchmusterung einer großen Anzahl von Köpfen bei ihnen doch keinerlei Spuren von Ocellen mehr auffinden.

V. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.

So mannigfaltig auch das Bild der verschiedenen Gestaltung im einzelnen also ist, das uns die Stirnaugen der verschiedenen Ameisenarten und Kasten darbieten, so können wir in ihnen doch überall immer wieder die gleichen Grundzüge des Bauplans erkennen, so daß wir schon bei bloßer Betrachtung am völlig ausgebildeten Tiere berechtigt sind, sie alle lediglich als Variationen und Modifikationen ein und desselben Grundtypus zu erklären, eine Behauptung, die uns die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser Organe, die wir nun im Folgenden vornehmen wollen, im vollen Maß bestätigt. Und haben wir bisher schon aus der Untersuchung der Verhältnisse am fertigen Insect eine ganze Reihe von ☿☿-Ocellen als zusammengehörige, sich einander folgende und ergänzende Stadien ein und desselben Vorganges der Reduktion angesprochen, so dürfen wir sie doch erst mit voller Sicherheit als Rückbildungsformen erklären, wenn wir, wie es hier geschehen soll, auch ontogenetisch diese Reduktion an ihnen nachweisen können.

Auch auf diesem Gebiete der Entwicklung der Insectenimago-Stirnaugen liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor,

von denen sich die von Carrière (1888), Patten (1887), Redikorzew (1900), Zavřel (1906), v. Sicherer (1908) mit derjenigen der Hymenopterenocellen beschäftigen. Wenn auch alle diese Untersuchungen, die sich im einzelnen auf Ichneumoniden, Chrysididen (Carrière), *Apis mellifica* (Redikorzew) oder *Vespa* resp. *Crabro* (Patten, Zavřel, v. Sicherer) beziehen, hinsichtlich der späteren Entwicklungsstadien oft sehr von einander abweichen, so stimmen sie doch mit einer Ausnahme, der von v. Sicherer, alle darin überein, daß sie die erste Anlage eines Ocellus als einen Delaminationsprozeß der ursprünglich einschichtigen Hypodermis auffassen. Nur v. Sicherer glaubt, auf den inzwischen von verschiedenen Seiten treffend widerlegten Angaben von v. Reitzenstein weiterbauend, die Entstehung der *Vespa*-Stirnaugen an der Hand von einigen Zeichnungen als eine Art Taschenbildung, also als einen Invaginationsprozeß der Hypodermis, erklären zu dürfen, doch sind seine Figuren für diese Behauptung nicht im geringsten beweiskräftig, um so weniger als seine am meisten in Betracht kommende Abbildung augenscheinlich nur einen Schrägschnitt darstellt. Da, wie gesagt, alle diese Arbeiten in ihren Einzelbefunden meist sehr voneinander abweichen und zudem auch in ihnen die stete Verquickung von Sagittal- und Horizontalschnitten zu einer einzigen Entwicklungsreihe für eine klare Erkenntnis der Vorgänge nicht allzu geeignet ist, und weil endlich auch gerade bei den Formiciden, vielleicht wegen der Ausbildung einer Kopffalte, die Verhältnisse doch etwas anders zu liegen scheinen, so werde ich lieber die einzelnen Entwicklungsvorgänge im Zusammenhang besprechen, ohne mich näher in eine Kritik und Vergleichung der Befunde der übrigen Autoren einzulassen, bezüglich deren ich auf die schöne und ausführliche Besprechung derselben in den Untersuchungen von Zavřel und von v. Sicherer verweise. Nur auf eine, leider nur sehr kurze Mitteilung von Carrière möchte ich doch hinweisen, da sie die einzige Darstellung der Entwicklungsvorgänge der Ameisenstirnaugen darstellt, die in der Literatur aufzufinden ist; sie lautet: „Nur nach einem Praeparate von einer Ameisenpuppe, einem durch die Kleinheit der Zellen sehr ungünstigen Objekte, kann ich die Vermutung aussprechen, dass an der Stelle des künftigen Stemma die Hypodermis sich linsenförmig verdickt, indem ihre Zellen sich verlängern und in zwei Schichten übereinander anordnen, deren äussere mit der Hypodermis in Verbindung bleibt und zum Glaskörper wird, während die innere sich zur Retina umbildet."

Im Folgenden werde ich nun zuerst die Entwicklung eines wohlausgebildeten Stirnauges, nämlich desjenigen des *Formica pratensis*-♂, dann zum Vergleich die des zugehörigen ♀ und der ☿ sowie noch diejenige der 3 Kasten von *Formica truncicola* besprechen. Darauf folgend werde ich dann die ontogenetischen Rückbildungsvorgänge der Ocellen an den ☿☿ von *Myrmica rubida*, *Tetramorium caespitum* und *Camponotus ligniperdus* erläutern. Dabei werde ich auch hier alle Darstellungen und Abbildungen möglichst nur auf Sagittalschnitte des Medianocellus gründen und werde auch wieder die Tafelfiguren bei der gleichen Vergrößerung (435 : 1) geben wie im systematischen Teil.

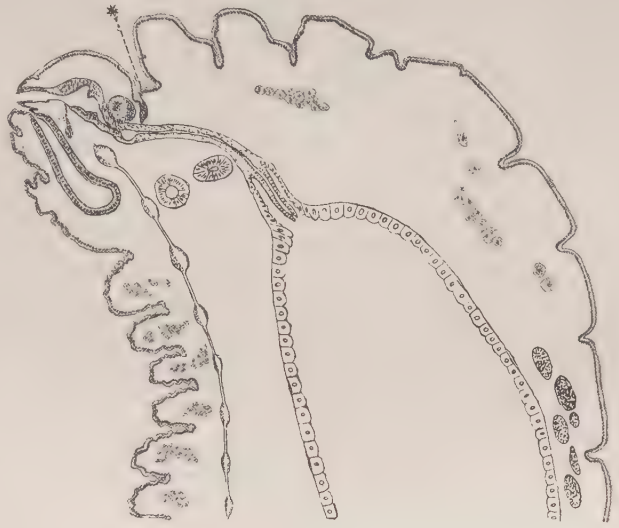


Fig. Z.

Sagittalschnitt durch eine Larve von *Formica pratensis*-♂. Bei * Anlage der Kopffalte mit Ocellenanlage.

Wie bei allen untersuchten Ameisenarten treten auch bei dem *Formica pratensis*-♂ die ersten Anlagen der künftigen Stirnaugen in der Regel schon in Larven mittleren Alters auf in Gestalt von 4 etwa linsenförmigen Verdickungen der cerebralen Platte der gerade erst in Bildung begriffenen Kopffalte. Und zwar liegen von diesen 4 Anlagen die beiden mittelsten, wie besonders Horizontalschnitte es deutlich zeigen, sehr dicht nebeneinander und stellen so die doppelte Anlage des künftigen Medianocellus dar, ein Beweis dafür, daß dieser phylogenetisch durch Verschmelzung zweier Einzelstirnaugen entstanden ist. Fig. 25 zeigt eine dieser beiden Anlagen des mittleren Stirnauges im Längsschnitt, und zwar ist dieses Bild dem gleichen Schnitt entnommen, den bei sehr schwacher Ver-

größerung die Textfig. Z wiedergibt, welch letztere uns die Form und die Lage der Kopffaltenanlage verdeutlichen soll. Wir sehen, daß eine Kopffalte hier gerade erst in Bildung begriffen ist und noch eine lumenlose, aus 2 Zellenplatten bestehende Einstülpung der Hypodermis in das Kopfinnere darstellt, an deren cerebraler Platte, und zwar an der dem Gehirn benachbartsten Stelle, die Ocellenanlage sich findet. Diese Anlage unterscheidet sich von den übrigen Teilen der cerebralen Platte außer durch ihre bedeutende linsenförmige Verdickung noch dadurch, daß in ihr keinerlei Zellgrenzen mehr zu erkennen und daß ihre Kerne nicht mehr in einer einheitlichen Reihe angeordnet, sondern gerade in einer Differenzierung in eine äußere und eine innere Kernschicht begriffen sind. In manchen Fällen ist dazu diese linsenförmige Ocellenanlage durch einen feinen protoplasmatischen Strang, eine Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis, mit dem Neurilemm des Gehirns verbunden, doch vermag ich über die Herkunft dieses Verbindungsstranges nichts Genaues anzugeben.

Fig. A¹.

Sagittalschnitt einer etwas älteren Larve vom *Formica pratensis*-♂.
Bei * erweiterte Kopffalte mit Ocellenanlage.

Mit der weiteren Ausbildung der Kopffaltenanlage zu der fertigen taschenförmigen Kopffalte, wie sie die Textfig. A¹ zeigt, wächst nun auch die Ocellenanlage zu einer Gestalt heran, die uns die

Fig. 26 wiedergibt, ein Bild, das aus dem Schnitt der Textfig. A^1 bei der gewohnten starken Vergrößerung heraus gezeichnet ist. Zwar weist die Stirnaugenanlage, von einer leichten, aber sehr konstanten vorderen Einbuchtung abgesehen (Fig. 26*), auch jetzt noch eine etwa linsenförmige Gestalt auf, doch ist sie an absoluter Größe und ganz besonders an Zahl ihrer Kerne allmählich ganz bedeutend gewachsen. Die Differenzierung dieser Kerne in eine äußere und eine innere Schicht ist jetzt weiter vorgeschritten und fast vollendet, wenn auch noch keinerlei Unterschiede in Größe, Form und Kernstruktur zwischen den Kernen beider Schichten sich ausgebildet haben. Noch sind auch in keiner der beiden Schichten die einzelnen Kerne so schön regelmäßig in je einer Reihe nebeneinander angeordnet, wie wir es auf späteren Entwicklungsstadien und am fertigen Tiere finden, doch ist wenigstens schon in der äußeren Schicht der Beginn einer bestimmten Kernlagerung zu erkennen, und insbesondere sieht man deutlich, daß an der Stelle der oben erwähnten flachen vorderen Einbuchtung der Anlage dieser parallel laufend die Kerne der äußeren Schicht etwas nach einwärts verlagert sind. In der inneren Schicht sind allmählich Zellgrenzen aufgetreten, so daß man jetzt in ihr spindelförmige Zellen erkennen kann, die an ihren proximalen Enden in je eine feine faserförmige Fortsetzung sich verjüngen. Diese faserförmigen Fortsetzungen der einzelnen Zellen verlaufen alle nach ein und derselben Gegend der inneren Begrenzung der Anlage, nämlich dorthin, wo diese dem Gehirn am benachbartsten ist und wo wir dazu, wie oben schon gesagt, oft eine Verbindung mit dem Gehirn durch einen feinen protoplasmatischen Strang vorfinden. Inzwischen haben sich an dieser Stelle auch immer mehr Mesodermzellen aus der Umgebung angesammelt und so zueinander angeordnet, daß sie, wie Fig. 26 es sehr schön zeigt, gleichsam eine Zellenbrücke zwischen Gehirn und Anlage bilden und dabei bei etwaigem Vorhandensein jenes protoplasmatischen Verbindungsstranges denselben vermutlich allseitig umschließen. Im großen ganzen ist dieses Stadium der Augenentwicklung, das in der Regel gleichzeitig mit der vollen Ausbildung der Kopffalte erreicht wird, nur relativ selten bei der Durchmusterung meiner zahlreichen Schnittserien aufzufinden, ein Zeichen dafür, daß schon um diese Zeit die Entwicklung der Anlage sehr schnell vor sich geht.

Noch schneller verläuft die weitere Ausbildung der Augenanlage während des nun erfolgenden Herauswachsens des Kopfes aus der Kopffalte und dem dadurch bedingten Verstreichen der-

selben, ein Vorgang, der ja auch bei anderen Insecten, wie bekannt, sehr rasch vor sich geht und gleichzeitig von einem schnellen Wachstum aller Organe begleitet ist. Als Schlußprodukt dieser Phase der Entwicklung finden wir dann ein Bild, wie es die Fig. 27 darstellt. Die absolute Größe der ganzen Anlage ist nochmals bedeutend gewachsen, dabei ist allerdings die ehemalige linsenförmige Gestalt verloren gegangen, doch ist auch hier, sogar stärker ausgebildet als vorher, jene leichte Einbuchtung der vorderen Begrenzung der Anlage vorhanden. Die Kerne sind dazu auf diesem Stadium scharf in 2 Schichten getrennt, von denen die der äußeren sich schon zu einer geschlossenen regelmäßigen Reihe angeordnet haben und auch immer deutlicher die spätere typische randständige Körnchenverteilung ihres Chromatins annehmen. Dazu sind jetzt in dieser äußeren Schicht, der „lentigenen", wie wir sie ihrer Bedeutung halber künftighin kurz nennen wollen, immer mehr Zellgrenzen aufgetreten, so daß wir jetzt lange prismatische Zellen in ihr erkennen können, die, soweit sie vor der inneren Schicht liegen, ihren Kern an der Basis enthalten. In den rostralen Partien der Anlage haben sich inzwischen die vereinzelt dort liegenden Spindelzellen der inneren Schicht immer mehr occipitalwärts zu der Masse der übrigen angeschlossen, so daß jetzt rostral die lentigene Schicht die innere Begrenzung der Anlage erreicht und so die erste Anlage der künftigen rostralen Iris darstellt. An dieser Stelle enthalten ihre hier sehr lang prismatischen Zellen ihren Kern noch nicht an ihrer Basis, sondern etwa in ihrer Mitte ungefähr in der gleichen Entfernung von der vorderen Augenbegrenzung wie in den übrigen Teilen der lentigenen Schicht. Entsprechend der vorderen Einbuchtung der Anlage wölbt sich nun auch auf diesem Stadium, und zwar wieder bedeutend stärker als vorher, die lentigene Schicht mit ihren Kernen nach inwendig hinein, ein Umstand, der auf Sagittalschnitten so in Erscheinung tritt, daß auf ihnen die lentigene Kernreihe an Stelle der Einbuchtung in einem Winkel nach einwärts vorspringt. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen der äußeren Schicht sind die spindligen Zellen der inneren, die wir künftighin auch kurz die „retinogene" nennen wollen, immer dichter zusammengerückt, ohne daß sie jedoch schon in einer einheitlichen Reihe sich gruppiert haben. Dazu haben sich die Faserfortsätze der Spindelzellen, die wir forthin auch als die künftigen Sehzellen bezeichnen können, immer besser ausgebildet und sind durch die Mesodermzellenbrücke, vielleicht auch innerhalb des protoplasma-

tischen Verbindungsstranges hindurch in das Gehirn hineingewachsen. Da gleichzeitig mit all diesen Vorgängen eine Entfernung der gesamten Anlage vom Gehirn weg stattfindet, so wird dabei die dünne, aber sehr breite Mesodermzellenbrücke immer mehr in eine lange schmale Verbindungsbrücke zwischen der Anlage und dem Gehirn ausgezogen. Hand in Hand damit wachsen immer mehr Nervenfasern der Sehzellen durch die Brücke hindurch in das Gehirn, bis sie endlich an Masse die Mesodermzellen übertreffen, so daß wir dann einen Verbindungsstrang vor uns haben, der, wie Fig. 27 es zeigt, schon als Nerv bezeichnet werden muß. Dieser Nerv ist allerdings im Vergleich mit dem des fertigen Tieres nur sehr dünn, dazu enthält er als Zeichen seiner Entstehung relativ mehr Mesodermzellen als späterhin, Mesodermzellen, die wir von jetzt ab auch als die künftigen Stützzellen des Nerven ansehen können. Eine große Anzahl von Mesodermzellen sind inzwischen auch in die retinogene Schicht eingedrungen, wo sie in ziemlicher Menge meist proximal hinter den Sehzellen liegen, einige wenige nur haben schon jetzt eine Lagerung zwischen den Sehzellen eingenommen, ein Zeichen dafür, daß wir es auch hier wiederum mit den künftigen Stützzellen der Retina zu tun haben. Gleichzeitig mit all diesen Entwicklungsvorgängen sind die beiden Anlagen des Medianocellus immer mehr in lentigener und retinogener Schicht miteinander verschmolzen, doch ist auch auf diesem Stadium noch als letztes Zeichen der ehemaligen doppelten Entstehung die ganze Anlage durch 2 noch vollkommen getrennte Nervenstämme mit dem Gehirn verbunden.

Weiterhin verläuft die Entwicklung der Ocellenanlage so, daß die lentigenen Zellen immer mehr in die Länge wachsen und daß dabei gleichzeitig eine starke Verlängerung ihrer Kerne bis zu einer ausgesprochenen Stäbchenform stattfindet, die dazu sehr schön die spätere typische Chromatinverteilung der corneagenen und der Iriskerne aufweisen, so daß wir dann ein Bild finden, wie es die Fig. 28 darstellt. Bei diesem Wachtum der lentigenen Zellen verlängern sich die occipitalsten derselben besonders stark und verdrängen dabei die dort gelegenen Sehzellen etwas rostralwärts, so daß sie jetzt hier auf eine ganze Strecke mit ihrer Basis die innere Begrenzung der Ocellenanlage bilden und so die Anlage der künftigen occipitalen Iris darstellen, während ja, wie wir oben beschrieben, die rostrale schon füher angelegt ist. Das Längenwachstum der einzelnen lentigenen Zellen ist dabei ein verschiedenes, am stärksten ist es in den mittelsten Partien und nimmt von da

nach der Seite zu ab, so daß dadurch die ganze lentigene Schicht wenigstens auf Längsschnitten, wie Fig. 28 es sehr schön zeigt, etwa die Form eines Dreiecks bekommt, dessen Basis die leicht einwärts eingebuchtete äußere Begrenzung der Anlage darstellt, dessen Spitze etwa in der Mitte der Anlage tief nach einwärts vorspringt, ein Verhältnis, das auch bedingt, daß die lentigenen Kerne in einer tief einwärts gerichteten winkelförmigen Reihe gelagert sind. Körperlich gedacht bietet demnach die ganze lentigene Schicht auf diesem Stadium ungefähr einen kegelförmigen Körper dar, dessen Spitze nach einwärts gerichtet ist und mit jener Spitze der winkligen Einbuchtung auf Sagittalschnitten zusammenfällt. Zu gleicher Zeit mit diesen Entwicklungsvorgängen in der äußeren Schicht ordnen sich nun auch in der retinogenen die einzelnen Sehzellen in einer mehr oder minder regelmäßigen Reihe an, die ungefähr parallel der Basis der lentigenen Schicht verläuft, so daß nunmehr also auch die Sehzellenkerne in einer winkelförmigen Reihe liegen. Aus der spindligen Gestalt der Sehzellen geht auch immer mehr die spätere lang prismatische Form derselben hervor, und wenn auch noch kein Pigment in ihnen ausgebildet ist, so kann man doch schon an ihren vorderen Enden, allerdings noch sehr undeutlich, die ersten Spuren der künftigen Stäbchen erkennen. Die beiden Nervenstämme sind inzwischen an Dicke ebenfalls bedeutend gewachsen und auch schon so weit miteinander verschmolzen, daß sie nur noch proximal, wo sie die bekannte Trachee umgreifen, auseinander weichen.

Von dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium der Fig. 28 geht dann die Umbildung zum fertigen Ocellus so weiter vor sich, daß einerseits jetzt die lentigene Schicht die Linsenmasse auszuscheiden beginnt und daß andrerseits die retinogene durch die Ausbildung von Stäbchen, das Auftreten von Pigment usw. allmählich in die fertige Retina sich umwandelt. Dabei geht zuerst die bisherige nach innen spitzwinklige Einbuchtung der lentigenen Schicht immer mehr in eine rundliche über, deren Basis derjenigen der corneagenen Schicht des fertigen Tieres entspricht, gleichzeitig damit werden in den vorderen Teilen der linsenbildenden Schicht die einzelnen Zellgrenzen immer verwaschener, und auch das Protoplasma der Zellen nimmt dort ein immer mehr homogenes Aussehen an. Bei gleichzeitiger Verkürzung der lentigenen Zellen und ihrer Kerne wird Lamelle um Lamelle der Linsenmasse ausgeschieden, bis endlich von den langen linsenbildenden Zellen mit ihren sehr langen stäbchenförmigen Kernen nur noch die kubischen

der corneagenen Schicht des fertigen Tieres und deren kleinere ovale Kerne übrig bleiben. Nur rostral und occipital, wo sie mit ihrer Basis die innere Begrenzung der Ocellenanlage erreichen, verkürzen sich die einzelnen lentigenen Zellen und ihre Kerne nicht so stark, sondern bleiben in der Form erhalten, wie wir sie als occipitale und rostrale Iris beim fertigen Tiere schon früher beschrieben haben. Entsprechend der Umformung der früher spitzwinkligen Einbuchtung der lentigenen Schicht in eine mehr rundliche innere Basis, ordnen sich dieser konzentrisch auch die Sehzellen resp. ihre Kerne immer mehr in einer etwa bogenförmigen Reihe an, so daß wir zuletzt die gleiche becherförmige Anordnung der Retinazellen finden, wie am fertigen Insect. Dabei wachsen gleichzeitig auch die einzelnen Sehzellen immer mehr in ihre spätere lang prismatische Gestalt aus und lassen jetzt auch immer deutlicher an ihren Vorderenden Stäbchen erkennen, die bisher nur sehr schwach sichtbar waren. Da die Stützzellen während all dieser Vorgänge nicht sonderlich an Zahl zuzunehmen scheinen, so bewirkt das Wachstum der ganzen Anlage für sie außer einer besseren Lagerung zwischen den einzelnen Sehzellen und deren Nervenfortsätzen auch noch eine mehr zerstreute Verteilung, so daß sie allmählich auf Schnitten nicht häufiger erscheinen als am fertigen Ocellus, ein Vorgang, der sich in genau der gleichen Weise auch am Nerven vollzieht. Mit der Ausbildung der Stäbchen geht gleichzeitig auch das Auftreten von Pigment vor sich, und zwar geschieht diese Ausbildung, soweit ich nach meinen nur mit Sublimat-Eisessig fixierten Präparaten überhaupt urteilen darf, dabei im einzelnen so, daß zuerst außen um die Kernmembran der einzelnen Sehzellen herum ein ganz fein verteilter hellbrauner Farbstoff auftritt, so daß fast der Anschein erweckt wird, als wäre die Kernmembran selbst mit diesem Farbstoff imprägniert. Genauere Einzelheiten sind wegen der Kleinheit der Kerne und besonders auch wegen der für das Studium der Pigmentverhältnisse anscheinend ungenügenden Konservierungsmethode auf meinen Präparaten nicht mit Sicherheit zu erkennen, weshalb ich auch darauf verzichte, diese Vorgänge der Pigmententstehung durch Abbildungen näher zu erläutern. Vom Kern aus scheint sich darauf dieser noch ganz fein verteilte und etwa rötlich- bis hellbraune Farbstoff gleichsam wie in einer Wolke durch die ganze Zelle hindurch selbst bis in das distalste, später völlig pigmentfreie Ende hinein zu verteilen. Ist dann die ganze Zelle mit diesen ganz feinen Pigmentpartikelchen vollständig erfüllt, so ballen sich diese immer mehr zu den späteren

gröberen Pigmentkörnchen zusammen und nehmen dabei auch den mehr dunkelbraunen Farbton an. Erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Puppe gruppieren sich dann die einzelnen Körnchen in der Weise, wie wir sie beim fertigen Tiere verteilt finden. Endlich wird gegen Ende der Entwicklung des Ocellus auch jenes dünne, ihn inwendig überziehendes Häutchen immer deutlicher, doch vermag ich über dessen Herkunft keine sicheren Angaben zu machen.

Von diesem eben beschriebenen Entwicklungsgang des *pratensis*-♂-Ocellus zeigen nun einzelne Individuen mannigfache Abweichungen, die sich aber nur auf Größenverhältnisse oder auf die Zeit, zu der ungefähr ein Stadium auftritt, beziehen. So konnte ich, um ein Beispiel herauszugreifen, bei einzelnen Individuen feststellen, daß sie die Ocellen erst nach der Herausstülpung des Kopfes aus der Kopffalte anlegen, Anlagen, die dann aber im übrigen genau das gleiche Bild und wohl auch genau die gleiche Weiterentwicklung zeigen wie sonst.

Die Entwicklung des ♀-Ocellus von *Formica pratensis* verläuft, auch was Größenverhältnisse angeht, in fast der gleichen Weise wie beim ♂, und erst von dem Stadium der Fig. 28 ab ist hier ein Unterschied insofern zu erkennen, als bei der ♀-Anlage entsprechend der späteren geringeren Mächtigkeit der Linse auch die lentigene Schicht geringer an Masse ausgebildet wird als dort.

Bei dem Stirnauge der ☿ zeigt die erste Anlage auch wieder fast genau die Größe und Form wie die in Fig. 25 abgebildete des ♂ und damit auch wie die des ♀, während sie aber bei jenen, wie wir gesehen, durch ein starkes Wachstum bald eine Größe und Gestalt erreicht, wie sie die Fig. 26 wiedergibt, so ist hier ihr Größenwachstum bedeutend geringer, so daß sie auf der jenen entsprechenden Entwicklungsstufe nur eine Größe aufweist, wie sie die Fig. 29 zeigt. Im übrigen verläuft die weitere Entwicklung, von den geringen Größenverhältnissen abgesehen, prinzipiell in genau der gleichen Weise wie beim ♂ und ♀. Nur wird auch hier die lentigene Schicht, der Form der Linse entsprechend, ein wenig anders ausgebildet als bei jenen, doch weist sie eine immer noch relativ sehr tiefe Einwärtsbuchtung auf, die erst allmählich wieder geringer wird und sich nach innen zu abrundet, auch ein Zeichen dafür, daß wir es schon beim *pratensis*-☿-Ocellus mit einem rückgebildeten Auge zu tun haben.

Bei *Formica truncicola* entspricht die Entwicklung des ♂ und auch die des ♀-Ocellus ebenfalls wieder der entsprechenden des

pratensis-♂ oder -♀, und auch hier treten, von Größenabweichungen abgesehen, Unterschiede erst auf dem Stadium der Fig. 28 auf, insofern als auch hier die Ausbildung der lentigenen Schicht sich nach der jeweilig zu bildenden Linsenmasse richtet, ein Verhältnis wie es sich nach einzelnen anderen Schnitten zu urteilen, allgemein bei allen Ameisen-♂- und -♀-Ocellen findet. Bei der *trunciola*-☿ verläuft die Entwicklung ebenfalls in der gleichen Weise wie bei der *pratensis*-☿, ja es wird sogar, allerdings nicht mehr ganz so stark wie dort, noch jene tiefe Einbuchtung der lentigenen Schicht angelegt, die hier gar keinen Sinn mehr hat, da die Linse der ausgebildeten ☿ nur eine ganz flache innere Linsenwölbung aufweist. Vor der Ausscheidung der Linsenmasse wird daher hier erst die lentigene Schicht wieder etwas abgeflacht, wiederum ein Beweis dafür, daß das *truncicola*-☿-Auge schon einen stärkeren Grad der Rückbildung darstellt als das der *pratensis*-☿.

Die stärkeren Grade der Ocellenrückbildung, wie wir sie in so schöner lückenloser Reihe dank der Gunst der Umstände schon bei den fertigen *Myrmica*-☿☿ fanden und die wir auch als ein direktes Rudimentärwerden jener Organe bezeichnen können, bieten entwicklungsgeschichtlich, wie schon zu erwarten, wenn man von dem Fehlen des Pigments und der Cuticula absieht, genau die gleichen Einzelbilder der verschiedenen Rückbildungsstufen dar, wie wir sie schon beim fertigen Tier beschrieben und abgebildet haben, weshalb ich es mir erspare sie nochmals in Zeichnungen genauer zu erläutern. Sowohl bei den *Myrmica rubida*-☿☿ als auch bei denen von *Tetramorium caespitum* legen sich die Ocellen immer noch, allerdings nur in sehr geringer Größe, als linsenförmige Verdickungen der Hypodermis an und differenzieren sich auch in der bekannten Art und Weise in eine lentigene und eine retinogene Schicht. Nachdem sich auch der Nerv noch in allen Fällen in der gleichen Weise gebildet hat, wie wir es früher beschrieben haben, hört dann auf einmal bei der einen Anlage früher als bei der anderen zu der verschiedensten Zeit jegliches weitere Größenwachstum derselben auf. Da zu diesen Zeiten der Metamorphose ein sehr reges Wachstum aller Teile des Kopfes stattfindet und dabei gleichzeitig die Entfernung zwischen Hypodermis und Gehirn vergrößert wird, so muß, wenn der Nerv der Ocellenanlage nicht mehr in seiner Länge sich vergrößert, die ganze Anlage notgedrungen an ihrem Nerven von der Hypodermis weg in das Kopfinnere hineingezogen werden. Dieser Vorgang geht dabei im einzelnen so vor sich, daß zuerst

infolge des Zuges nach innen die lentigenen Zellen zu einer Spitze ausgezogen werden und dabei die benachbarten Hypodermiszellen von den Seiten her heranrückend den früheren Platz der lentigenen Zellen einnehmen, bis zuletzt die Ocellenanlage und ihre gewöhnlich spitz nach vorn ausgezogene lentigene Schicht nur noch durch feine protoplasmatische Stränge mit der Hypodermis in Verbindung stehen. In der so in das Kopfinnere hineingezogenen Anlage findet nun zwar kein Größenwachstum und auch keine Vermehrung der Kerne mehr statt, doch bilden die Zellen immer noch bald mehr oder weniger stark Pigment aus, während eine Ausbildung von Stäbchen mit Sicherheit nicht mehr zu erkennen ist. Von dem Zeitpunkt, zu dem dieser Wachstumsstillstand und das dadurch bedingte Hineinziehen der Ocellenanlage in das Kopfinnere einsetzt, hängt dann das Bild der Rudimentationsstufe ab, das wir beim erwachsenen Tiere vorfinden. Tritt dieser Wachstumsstillstand nämlich schon sehr frühzeitig auf, so wird die in das Kopfinnere hineingezogene Anlage immer mehr zwischen die beiden Hemisphären des Gehirns zu liegen kommen und bei dem starken Wachstum der letzteren immer mehr von ihnen überwachsen werden, bis sie endlich ganz von den Ganglienzellen derselben umschlossen wird, so daß sie vollkommen im Gehirn liegt, wie wir es ja eben am fertigen Tiere in Fig. 23 abgebildet und beschrieben haben. Tritt der Wachstumsstillstand der Anlage aber erst in späteren Zeiten der Metamorphose auf, so werden wir am erwachsenen Tiere Bilder finden, wie sie etwa die Figg. 16—20 wiedergeben.

Bei den *Camponotus*-☿☿, bei denen wir am erwachsenen Tier ja überhaupt keine Spuren von ehemaligen Stirnaugen mehr erkennen können, vollzieht sich ontogenetisch die Rückbildung so, daß zwar auch hier noch etwa linsenförmige Ocellenanlagen gebildet werden, deren Kerne sich sogar noch in 2 Schichten zu differenzieren beginnen, die dann aber wieder in eine einzige Kernreihe einrücken, indem auch gleichzeitig die Verdickung der Anlage wieder auf die gewöhnliche Dicke der Hypodermis zurückgeht. An einer ganzen Reihe von *Camponotus*-☿-Larven konnte ich überhaupt keine Ocellenanlagen mehr nachweisen, ob es bei ihnen aber, wie ich zu vermuten geneigt bin, überhaupt nicht mehr zur Bildung einer Anlage kommt oder ob diese bei den betreffenden Individuen erst später zur Entwicklung gekommen wäre, ist natürlich nicht zu entscheiden. Zuweilen scheint jedoch auch bei *Camponotus* die Entwicklung der Anlage weiter vor sich zu gehen, denn ich fand zu-

fällig einen Puppenkopf mittleren Alters, der einen rudimentären Medianocellus von einem Stadium ungefähr wie den der Fig. 18 zeigt.

Nach all unseren Befunden ist es mit größter Wahrscheinlichkeit zu vermuten, daß es endlich Ameisenarten geben mag, deren ☿☿ schon vor phylogenetisch sehr langen Zeiten ihre Ocellen verloren haben und bei denen deshalb Stirnaugen noch nicht einmal mehr, und sei es in einer noch so geringen Weise, angelegt werden, so daß sich bei ihnen sogar entwicklungsgeschichtlich absolut keine Spuren von Stirnaugen mehr nachweisen lassen, doch war es mir mangels passenden Materials unmöglich derartige Verhältnisse aufzudecken.

Fassen wir jetzt die Ergebnisse all dieser entwicklungsgeschichtlichen Befunde zusammen, so müssen wir feststellen, daß bei den Ameisen die wohlausgebildeten Ocellen der ♂♂ und ♀♀ ihren Ursprung durch einen Delaminationsprozeß der ursprünglich einschichtigen Hypodermis nehmen, indem an besonders spezialisierten Stellen derselben ihre zu einem besonders starken Wachstum und Kernvermehrung befähigten Zellen sich durch Auswanderung eines Teiles derselben in zwei, eine äußere und eine innere Schicht, differenzieren. Von diesen beiden Schichten bleibt die äußere in ununterbrochener Verbindung mit der Hypodermis und wird zur linsenbildenden Schicht, indem ihre Zellen unter gleichzeitiger starker Verlängerung ihrer Kerne zu sehr lang prismatischen Zellen auswachsen, die dann Lamelle um Lamelle der Linsenmasse ausscheiden und sich dabei entsprechend wiederum stark verkürzen, so daß sie und ihre Kerne am fertigen Tier dann nur noch in der Form der corneagenen Schicht resp. der rostralen und occipitalen Iris erhalten bleiben. Die innere Schicht wird zur Retina, indem ihre Zellen sich allmählich in die späteren Sehzellen umwandeln und dabei Nervenfortsätze und Pigment sowie zu zweien je ein Stäbchen ausbilden, während die Stützzellen der Retina ebenso wie die der Nerven mesodermalen Ursprungs sind und erst sekundär in die innere Schicht von der sogenannten „Mesodermzellenbrücke“ aus einwandern. Diese Mesodermzellenbrücke entsteht durch eine Anhäufung von Mesodermzellen zwischen Gehirn und innerer Schicht und wandelt sich dadurch, daß sie sich allmählich in die Länge streckt und daß immer mehr Nervenfaserfortsätze der Sehzellen durch sie hindurch in das Gehirn hineinwachsen, in den späteren Nerven um.

Dabei bilden sich die späteren Unterschiede der fertigen ♂- und ♀-Augen in Form und Größe erst auf verhältnismäßig vorgeschrittenen Stufen der Entwicklung aus, indem bei der einen Anlage bald das Größenwachstum und die Kernvermehrung stärker ist als bei der anderen und indem insbesondere noch entsprechend der jeweils zu bildenden Linsenmasse die linsenbildende Schicht sich verschieden stark und in etwas wechselnder Gestalt ausbildet.

Bei den rückgebildeten Ameisen-☿-Stirnaugen nehmen diejenigen, die noch eine Linse und Stäbchen in der Retina besitzen und die deshalb nur als reduzierte Ocellen zu bezeichnen sind, ihre erste Anlage noch in genau der gleichen Form und in der Regel auch in fast der gleichen Größe wie bei den ♂♂ und ♀♀ und zeigen prinzipiell genau die gleiche weitere Entwicklung, nur daß hier das Wachstum der ganzen Anlage und ganz besonders die Vermehrung ihrer Kerne schon frühzeitig bedeutend geringer bleibt als bei den meisten ♂♂ und ♀♀, woraus sich eben die Kleinheit des späteren fertigen Auges erklärt.

Bei den übrigen Rückbildungsformen, die sich durch ihre völlige Funktionsunmöglichkeit nur noch als Ocellarrudimente charakterisieren, finden wir bei den phylogenetisch noch nicht so weit vorgeschrittenen Stadien, daß sich auch hier noch eine Anzahl Hypodermiszellen an den ganz bestimmten Stellen in der bekannten Art und Weise zu einer, wenn auch nur sehr kleinen, Ocellenanlage spezialisieren, die auch noch wie überall sich in zwei Schichten differenziert und durch die Bildung eines Nerven mit dem Gehirn in Verbindung tritt, dann aber durch das Einstellen jeglichen Wachstums von der übrigen Hypodermis abgesondert und in das Kopfinnere verlagert wird, wo sie zeitlebens als ein rudimentäres Organ (*Myrmica*) erhalten bleibt, ohne daß dieses irgendeine andere Funktion übernimmt, wohl weil seine Zellen infolge ihrer zu einseitigen Spezialisierung nicht dazu befähigt sind.

Bei den phylogenetisch noch weiter vorgeschrittenen Stufen der Rückbildung ist offenbar noch ein anderer Prozeß, nämlich derjenige der ganz bestimmten Spezialisierung der Zellen, rudimentär geworden (*Camponotus*), denn hier beginnen sich diese zwar noch in zwei Schichten zu differenzieren, bilden sich dann aber, wie wir gesehen, wieder in normale Hypodermis zurück und übernehmen so auch deren gewöhnliche Funktion.

VI. Zusammenfassung und Vergleichung der verschiedenen Ocellenformen.

Erbrachte mithin die Entwicklungsgeschichte den Beweis für unsere schon früher ausgesprochene Annahme, daß ursprünglich, wie noch jetzt bei fast sämtlichen übrigen Hymenopteren, auch bei den Ameisen die Stirnaugen gleichförmig ziemlich stark ausgebildet gewesen und daß die Mehrzahl der von uns gefundenen Ocellengestalten Reduktions- bzw. Rudimentationsformen sind, so hätte sich das Gleiche auch schon aus einer bloßen kritischen vergleichenden Betrachtung der bei den fertig entwickelten Tieren sich findenden Augengestalten ergründen lassen.

Dank der Gunst der Umstände sind wir nämlich imstande, wie schon früher hervorgehoben, alle von uns gefundenen Augenformen zu einer einheitlich geschlossenen Reihe von sich folgenden und ergänzenden Gliedern zu gruppieren und so selbst die höchst rudimentären Formen von den noch gut ausgebildeten ♀- und ♂-Augen und insbesondere von dem Prototyp derselben, dem *Formica pratensis*-♂-Ocellus, abzuleiten.

Diesen *Formica pratensis*-♂-Ocellus muß man etwa als die Stammform des Ameisenstirnauges annehmen, einmal weil er noch am meisten in Größenausbildung und Gestalt mit der durchweg gleichmäßigen Form der Ocellen bei den übrigen Hymenopteren übereinstimmt, und dann, weil gerade von ihm aus all die mannigfachen Gestalten der übrigen ♂- und ♀-Augen als Modifikationen einzelner Züge seiner Form leicht abzuleiten sind.

Man hätte daher einen wohlausgebildeten Ameisenocellus wie folgt zu charakterisieren: Ein im Verhältnis zur Kopfgröße als stattlich ausgebildet zu bezeichnendes, in allen seinen Teilen bilateralsymmetrisch gebautes Stirnauge, dessen Linse eine äußere etwa kugelförmige und eine innere von einem sehr charakteristischen schief gerichteten Zapfen gebildete Wölbung besitzt, deren Retina durch Vermittlung einer sehr dünnen corneagenen Zellenschicht der innersten Wölbung des Linsenzapfens becherförmig aufsitzt, und das endlich als unwesentlichen Bestandteil eine größere rostrale und eine kleinere occipitale unpigmentierte Irisbildung aufweist.

Von dieser mutmaßlichen Stammform zeigen nun die übrigen Ameisen-♂- und -♀-Ocellen mancherlei Abweichungen, Abweichungen, die sich jedoch lediglich auf die Größenausbildung und die äußerliche Formgestaltung erstrecken.

Die Größenausbildung, die sich natürlich auch nach der absoluten Kopfgröße richtet und deshalb stets eine relative ist, ist bei all unseren ♂♂, wenngleich auch die absolute Größe und Stäbchenzahl des *pratensis*-♂ von keinem erreicht wird, überall eine verhältnismäßig ähnlich hohe wie dort. Die Ocellen der ♀♀ erreichen an massiger Ausbildung ebenfalls nirgends mehr die Stammform, dazu ist ganz allgemein betrachtet ihre Größenausbildung weit schwächer als die der zugehörigen ♂♂, was selbst für die Fälle gilt, wo, wie z. B. bei dem *Lasius fuliginosus*-♀ das ♀-Stirnauge das des ♂ an absoluter Größe etwas überragt, da man ja immer berücksichtigen muß, daß der ♀-Kopf durchweg bei weitem größer ist als der des ♂.

Die Abweichungen von der Stammform in bezug auf äußerliche Formgestaltung beruhen, wenn man von der etwas sonderbaren und unerklärlichen rostralen Irisbildung beim *Camponotus*-♀ absieht, bei den einzelnen ♂- und ♀-Augen fast ausschließlich in Änderungen der Linsengestalt. Gering nur sind diese Abweichungen bei der Mehrzahl aller ♂♂, finden wir doch bei den meisten von ihnen, so bei fast allen *Formica*- und *Myrmica*-♂♂, ferner bei denen von *Lasius brunneus*, *Tetramorium*, *Camponotus*, *Solenopsis* noch Zapfenformen ähnlich schön wie beim *pratensis*-♂. Beim *Lasius fuliginosus*-♂ ist diese Zapfenform schon insofern verändert, als hier die Schiefstellung des Zapfens sehr hochgradig ist, beim *Formica fusca*- und *Lasius flavus*-♂ endlich bildet der schief gestellte Zapfen nur noch den occipitalen Teil der inneren Linsenbegrenzung, während der rostrale von einer leicht gewölbten, nur der Iris anliegenden Fläche dargestellt wird. Von den ♀-Stirnaugen zeigen nun nur noch wenige eine ausgesprochene typische Zapfenform der Linse, so die der *Solenopsis*-, *Tapinoma*-, *Myrmica lobicornis*- und *ruginodis*-♀♀, welch letzteres schon zu den Formen hinüberleitet, wo der Zapfen wiederum nur noch den occipitalen Teil der inneren Linsenbegrenzung bildet, was wir bei den ♀♀ von *Formica fusca* und *sanguinea*, *Myrmica rubida* und *Camponotus* finden. Wird dazu endlich noch die Tiefe des Zapfens verkürzt und dieser zugleich etwas schiefer gestellt, so resultieren daraus Linsenformen wie die des *Formica truncicola*- und *pratensis*-♀. Aus einem sehr hochgradig schief gestellten Zapfen leiten sich endlich auch noch jene Formen ab, welche uns die Linsengestalten des *Lasius brunneus* und davon ausgehend die des *niger*- und *flavus*-♀ zeigen. Zusammengefaßt ergibt sich mithin, daß die Ocellen fast aller ♂♂ in Größe und Form verhältnismäßig ähnlich

hochausgebildet sind wie die mutmaßliche Stammform, daß aber die Mehrzahl aller ♀♀ eine weit schwächere Ausbildung ihrer Stirnaugen aufweist, die sich hauptsächlich in einer Umbildung der Linsenform und dabei vor allem in einer Verkleinerung und Umbildung des wohl wichtigsten Teiles der Linse, des Zapfens, äußert, eine Umbildung, die dann sekundär eine geringere Ausbildung auch der Retina bedingt.

Die ☿-Ocellen, die ja, wie schon oben erwähnt, durchweg an Größe nur sehr gering ausgebildet sind und die, wie uns die Entwicklungsgeschichte gezeigt hat, rückgebildete Organe darstellen, weisen in ihrer Form kaum mehr eine Ähnlichkeit mit den Zügen der Grundform auf. Doch auch sie sind allerdings sehr stark umgebildete Variationen derselben und leiten sich, wie es einige wenige noch verhältnismäßig stark entwickelte ☿-Stirnaugen deutlich zeigen, von ihr insofern ab, als sie nur besonders gering ausgebildete und dazu nochmals stark veränderte ♀-Ocellen darstellen. So zeigt der Ocellus der *Formica pratensis*-☿ eine Form, die der des zugehörigen ♀ im kleinen so sehr gleicht, daß wir es ja schon früher als das ♀-Auge „en miniature" bezeichneten, während einige andere ☿-Augen, wie das in Fig. 16 abgebildete einer *Myrmica ruginodis*-☿ und das der *Lasius fuliginosus*-☿, sogar noch eine ausgesprochene Zapfenform ihrer Linsen aufweisen, der auch noch die Retina in der sonst gewohnten becherförmigen Weise aufsitzt, also auch hier noch eine ziemliche Ähnlichkeit mit den Zügen der zugehörigen ♀-Augen, die bei den beiden genannten Arten ja noch eine ziemlich gut ausgeprägte Zapfenform ihrer Linsen zeigen. Von diesen noch am verhältnismäßig stärksten ausgebildeten ☿-Ocellenformen leiten sich nun die Gestalten der übrigen ☿-Stirnaugen und all ihre Besonderheiten in ganz gesetzmäßiger Weise ab als Folge einer von Stufe zu Stufe größer werdenden Rückbildung dieser Organe. Man kann deshalb alle ☿-Ocellen von diesen eben skizzierten Typen als stärkst entwickelten Anfangsgliedern ausgehend bis zu den letzten Ocellarrudimenten zu einer einzigen geschlossenen Reihe gruppieren, deren verschiedene Glieder dabei zugleich die einzelnen Stufen des Prozesses der Rückbildung der Stirnaugen darstellen. Und zwar muß man in dieser Rückbildungsreihe zwei scharf geschiedene Gruppen unterscheiden, nämlich einmal diejenigen Formen, die durch das Vorhandensein einer Linse und von Stäbchen in der Retina noch als, und sei es selbst in noch so geringer Weise, funktionstüchtige Organe zu betrachten sind, Formen, die wir schon

früher als die einzelnen Stufen des Prozesses der „Reduktion“ bezeichnet haben, und dann diejenigen Augen, die durch das Fehlen jener beiden für das Funktionieren des Organs unumgänglich notwendigen Bestandteile nur noch rudimentäre Organe darstellen, Formen also, welche die einzelnen Stufen des Prozesses einer „Rudimentation“ der Stirnaugen verbildlichen. Die zu der ersteren Gruppe, derjenigen der Reduktionsformen, gehörigen ☿-Ocellen sind ihrerseits wiederum in zwei parallel nebeneinander laufende Reihen einzuordnen, die von den beiden schon skizzierten noch am besten ausgebildeten Typen der *Formica pratensis*-☿ einerseits und der *Myrmica ruginodis*-☿ (Fig. 16) andrerseits als Anfangsglieder ausgehend über die übrigen als verbindende Zwischenglieder hinweg zu Stirnaugenformen führen, die, wie der *Formica gagates*-☿-Ocellus bzw. derjenige der *Lasius flavus*-☿, einmal in allen ihren Größenabmessungen nochmals bedeutend geringer ausgebildet sind und bei denen dazu kaum mehr eine Wölbung der Linse weder nach außen noch nach innen vorhanden ist, und die endlich in ihrer Retina nur noch sehr wenige Stäbchen enthalten. Die einzelnen Glieder dieser beiden Reduktionsreihen werden von den Ocellen der folgenden Tiere gebildet: *Formica pratensis*-☿—*Formica rufa*-☿—*Formica sanguinea*-☿—*Formica gagates*-☿ einerseits und *Myrmica ruginodis*-☿ (Fig. 16)—*Lasius fuliginosus*-☿—*Lasius niger*-☿—*Lasius flavus*-☿ andrerseits. Betrachten wir nun die Unterschiede dieser einzelnen Formen und damit den morphologischen Verlauf der Reduktion, so finden wir ganz allgemein, daß bei der Reduktion der Stirnaugen alle Teile des Organs von Stufe zu Stufe gleichmäßig immer geringer ausgebildet werden. So nimmt mit der Verringerung der Tiefe der Linse auch ihre Breite ab, und gleichzeitig damit wird sowohl die innere als auch die äußere Wölbung derselben immer flacher. In der Retina bleibt zwar die Breite der Stäbchenzone bis zur letzten Reduktionsstufe fast die gleiche, sonst aber nimmt von Form zu Form mit der Verringerung ihrer Breite in allen Richtungen natürlich auch die Zahl der Sehzellen und damit die der Stäbchen immer mehr ab. Für den Prozeß der Reduktion ist es dabei charakteristisch, daß die einzelnen Arten eine ganz bestimmte Rückbildungsstufe, die sie aus irgendwelchen Gründen gerade erreicht haben, auch bei allen ihren Individuen sie nur leicht variierend ziemlich konstant zeigen, wohl aus dem Grunde, weil die Ocellen bei ihnen immer noch eine wenn auch geringe, aber ihnen doch noch passende Funktion besitzen. Anders dagegen verhält es sich bei dem Prozeß der

Ocellenrudimentation. Ist dieser nämlich bei einer Art erst einmal in Fluß gekommen, dann verläuft er bei der betreffenden Art phylogenetisch so schnell, daß sie zwar anfangs, dabei individuell sehr stark variirend, alle Stadien der Rudimentation zugleich bei ihren verschiedenen Individuen aufweist, daß sie aber bald die letzte Stufe der Rückbildung erreicht, d. h. im erwachsenen Zustand überhaupt keine Spuren von Ocellen mehr erkennen läßt, ein Verhältnis, wie es sich ja bei den ☿☿ der weitaus größten Zahl aller Ameisenarten findet. Nur der Gunst der Umstände verdanken wir daher in *Myrmica* eine Art, bei der phylogenetisch der Rudimentationsprozeß gerade erst in Fluß gekommen ist und die uns deshalb am erwachsenen Tier so schön alle Stufen der Rudimentation darbietet, wie wir sie sonst bei anderen Arten höchstens nur noch entwicklungsgeschichtlich hätten nachweisen können. Betrachtet man die einzelnen durch die Figg. 16—23 gegebenen Stadien dieses Prozesses der Rudimentation der Ocellen, so sieht man, daß bei ihm zunächst jegliche Linsenbildung verloren geht, deren Stelle dann von gewöhnlicher Cuticula und deren Pigmentzone ersetzt wird. Gleichzeitig damit gehen der Retina die Stäbchen verloren, und damit im Zusammenhang stehend zeigt sie auch nicht mehr wie sonst die wegen der Stäbchen so unumgänglich notwendige typische regelmäßige Lagerung ihrer Sehzellen. Beim weiteren Fortschreiten des Rudimentationsprozesses löst sich dann die Retina, die gleichzeitig auch von Stufe zu Stufe eine immer etwas geringere Größenausbildung aufweist, zusammen mit der nur noch aus wenigen Zellen bestehenden corneagen Schicht, von der Cuticula in das Kopfinnere hinein ab, und die corneagenen Schicht wird dabei an ihrer ehemaligen Stelle durch Hypodermiszellen ersetzt. Auf den weiteren Stadien der Rudimentation wird dann der von Stufe zu Stufe immer weniger Zellen aufweisende Überrest von corneagener Schicht und Retina mehr und mehr von den Ganglienzellen des Gehirns umwachsen, bis er endlich von diesen ganz umschlossen ist, so daß seine Zellen nur noch durch ihr gewöhnlich ziemlich stark entwickeltes Pigment sich von den Ganglienzellen unterscheiden. Dann verringert sich auf noch weiter vorgeschrittenen Rudimentationsstufen auch noch die Zahl der Zellen des in das Gehirn eingeschlossenen Ocellarrudiments immer mehr, bis zuletzt nur noch einige wenige und endlich überhaupt keine mehr sich finden. Nach dem Schwinden dieser letzten direkten Ocellenreste bleiben gewöhnlich noch manchmal die in Verbindung mit den Ocellen stehenden Gehirnteile er-

halten (*Camponotus*-☿), bis auch sie endlich noch verloren gehen und die betreffenden Arten bei ihren ☿☿ im erwachsenen Zustande deshalb gar keine Spuren der ehemaligen Anwesenheit von Ocellen mehr erkennen lassen.

Es ergibt sich demnach, daß im allgemeinen fast sämtliche ♂♂ wohl ausgestaltete und ziemlich gleichartig gebaute Stirnaugen besitzen, deren Form weitgehend mit derjenigen der Grundform und der aller übrigen Hymenopterenocellen übereinstimmt, während die ♀♀ bereits etwas verhältnismäßig geringer ausgebildete Ocellen aufweisen, deren Form verschiedenartiger ist, aber gewöhnlich die Züge der Grundform doch noch mehr oder minder deutlich ausgeprägt erkennen läßt; die ☿☿ endlich zeigen, wenn sie überhaupt noch Ocellen besitzen, ausnahmslos nur sehr schwach ausgebildete und stark rückgebildete Stirnaugen, eine Rückbildung, die in der weitaus größten Zahl aller Ameisenarten zu einem Rudimentärwerden und endlich zu einem völligen Verlust dieses Organs führt.

Eine solche Reihe der Rückbildung, wie wir sie durch die Kombination der bei den verschiedenen Arten jeweilig sich findenden Stadien zusammengestellt haben, muß sich nun auch in ein und der gleichen Art, sogar in lückenloserer Reihe, finden in all den Fällen, wo zwischen ♀ und ☿ der betreffenden Art eine mehr oder minder große Zahl von Zwischenformen vorkommen. Da bei unseren heimischen Ameisen nur sehr selten derartige Zwischenformen sich finden, so war es mir leider unmöglich sie etwa auf Schnitten auf ihre Stirnaugenverhältnisse zu untersuchen. Ich muß mich deshalb darauf beschränken, unter Hinweis auf die beistehende Textfig. B¹, welche genau nach Miss HOLLIDAY's trefflichen Zeichnungen kopiert und zusammengestellt ist, jene Verhältnisse wenigstens nach ihren

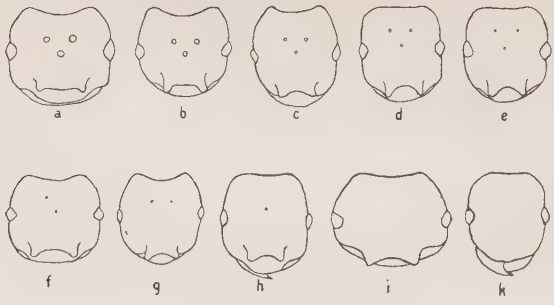


Fig. B¹.

Leptothorax emersoni WHEEL. Köpfe von a normalem geflügeltem ♀, b normalem ungeflügeltem ♀, c—h Zwischenformen, i ♃, k ☿ nach Miss HOLLIDAY (⁴/₅ des Originals).

äußerlich sichtbaren Teilen an den Köpfen einer amerikanischen Myrmicine, *Leptothorax emersoni* Wheel., zu erläutern, die zwischen ♀ und ☿ nicht weniger als 7 Zwischenformen aufweist. Bei dieser Art zeigt das Stirnauge des normalen geflügelten ♀ (Fig. B^1 a) noch eine ganz leidliche Entwicklung, während das ebenfalls noch normale, aber bereits ungeflügelte ♀ derselben (Fig. B^1 b) auch schon eine deutlich geringere Größe der Punktaugen aufweist. Bei den nun folgenden Zwischenformen (Fig. B^1 c d e), bei denen, wie wir durch Miss Holliday wissen, die inneren Geschlechttorgane eine stufenweis geringer werdende Entwicklung zeigen, weisen auch die Stirnaugenlinsen eine immer geringere Größe auf, bis wir in Fig. B^1 c nur noch Linsen von einer Größe und Gestalt erkennen, wie wir sie sonst bei den *Lasius flavus* ☿☿ finden, und es ist nach den von uns oben erörterten Grundzügen des morphologischen Verlaufs der Ocellenreduktion wohl nicht zweifelhaft, daß hier in unserm Falle entsprechend der sichtbaren Reduktion der Linsen auch eine gleichzeitige Rückbildung der inneren Teile der Augen sich findet. Bei den folgenden Formen (Fig. B^1 f—h) sehen wir bald nur noch zwei, bald nur noch einen Ocellus in beliebiger Gruppierung äußerlich durch eine ganz winzige Linsenbildung gerade noch erkennbar, bis endlich an den Köpfen des ♃ und der ☿ (Fig. B^1 i, k.) überhaupt keine Spuren der Anwesenheit von Stirnaugen mehr aufzufinden sind, so daß man wohl mit Recht vermuten darf, daß jetzt auch hier im Innern des Kopfes ein Rudimentationsprozeß sich auf Schnitten finden mag, ähnlich dem, den wir bei den *Myrmica*-☿☿ nachgewiesen haben.

VII. Phylogenie der Rückbildung und Bedeutung der Ocellen.

Fragen wir uns, welche Ursachen es sind, die bei den einzelnen Arten und Kasten der Ameisen im Gegensatz zu allen übrigen Hymenopteren eine so verschiedenartige Ausbildung und Formgestaltung ihrer Stirnaugen bedingen, so muß man vor allem sich vergegenwärtigen, daß bei der vollkommenen Starrheit aller Teile eines Ocellus derselbe aus optischen Gründen notwendigerweise immer nur auf eine ganz bestimmte Art von Leistungsfähigkeit und ganz besonders immer nur auf eine bestimmte, vielleicht dazu nur ganz eng begrenzte Sehbreite jeweilig am besten eingestellt sein kann und daß deshalb eine aus veränderten biologischen Verhältnissen

notwendig werdende Änderung der besten Einstellung auf eine andere Sehbreite hier nicht etwa durch einen Accomodationsvorgang oder dergleichen, sondern nur durch eine gleichzeitige allmähliche morphologische Umformung des betreffenden Ocellus bewirkt werden kann. Da man nun wohl sicher annehmen darf, daß die Stirnaugen bei jeder Art und Kaste eine beste Einstellung ihrer Leistungsfähigkeit auf die für die betreffende jeweilig bestgeeignete Sehbreite aufweisen, so darf man wohl auch schließen, daß eben bei den Ameisen diese Einstellung im Gegensatz zu der durchweg fast gleichen aller übrigen Hymenopteren je nach Art und je nach Kaste eine verschiedene sein muß, indem bei jeder einzelnen eine andere Tätigkeit und ein anderes begrenztes Wirkungsgebiet eine beste Einstellung der Leistungsfähigkeit des Ocellus auf eine jeweilig verschiedene, aber für jede einzelne aus biologischen Gründen genau bestimmte Sehbreite erfordert und so die verschiedenartige Ausbildung und Formgestaltung der Augen hervorruft. Zwar ist es bei den nur geringen und wohl auch sehr feinen biologischen Unterschieden zwischen den verschiedenen ♂♂ und ♀♀ nicht möglich, für jeden einzelnen Fall die Änderung der Stirnaugengestalt aus den biologischen Verhältnissen zu erschließen und zu begründen, höchstens daß man die bei einigen wenigen der von uns untersuchten ♀-Ocellen, wie dem des *Tapinoma* ♀, nur äußerst geringe Stirnaugenausbildung auf die bei jenen Arten immer mehr in Aufnahme kommende Aufgabe des Hochzeitsfluges zurückführen dürfte, die den einzigen großen biologischen Unterschied dieser ♀♀ zu den übrigen darstellt.

Wohl aber muß man die bei allen ☿☿ so ausnahmslos sich findende starke Rückbildung der Ocellen, eine Rückbildung, die ja bei der Mehrzahl aller Ameisenarten zu einem Rudimentärwerden und einem völligen Verlust dieser Organe geführt hat, unzweifelhaft in Beziehung bringen zu den bei dieser Kaste gegenüber denen der Geschlechtstiere wesentlich anders gestalteten biologischen Verhältnissen und annehmen, daß die Tätigkeit und das Wirkungsgebiet wohl bei allen unseren ♂♂ und ♀♀ hohe Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Ocellen stellt und so deren morphologisch sehr starke Ausbildung bedingt, daß sie aber bei den ☿☿ entweder nur noch eine verhältnismäßig, geringe aber dann doch wohl ganz genau bestimmte physiologische Funktion dieser Organe erfordert und damit deren morphologisch nur sehr geringe Entwicklung erheischt, oder endlich deren Funktion neben den Facettenaugen überhaupt nicht mehr

nötig hat, womit diese dann als wertlose Organe bald dem Rudimentärwerden anheimfallen und damit endlich ganz verloren gehen müssen. Vergegenwärtigen wir uns deshalb, was die hauptsächlichsten biologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Kasten und welches bei jeder einzelnen die wesentlichsten Lebenstätigkeiten und das dabei in Betracht kommende Wirkungsgebiet sind.

Bei beiden Geschlechtskasten der von mir untersuchten Arten besteht die Haupttätigkeit ihres Lebens und dabei zugleich wohl auch die einzige, bei der sie von ihren Sehwerkzeugen überhaupt Gebrauch machen können, in dem Hochzeitsfluge. Vor diesem kommen beide Geschlechter aus den Tiefen des Stockes, wohin wohl überhaupt kein Licht mehr dringt, kaum an das Tageslicht heraus, und nach dem Flug gehen von ihnen die ♂♂ bald zugrunde, sind sie doch zu keiner Arbeit befähigt und mit so wenig Instinkten ausgerüstet, daß sie noch nicht einmal selbständig fressen können, sondern von den ☿☿ gefüttert werden müssen, die ♀♀ aber verbringen dann ihr ganzes weiteres Leben in den Tiefen des Stockes als eine „lebende Eiermaschine", die ebenfalls von den ☿☿ aufs sorgsamste gefüttert und gepflegt wird.

Ganz im Gegensatz dazu liegen nun den ☿☿, wie schon ihr Name besagt, die mannigfaltigsten Tätigkeiten ob, indem sie all die verschiedenfachen Geschäfte des Stockes zu besorgen haben. So haben sie, wenn wir hier nur diejenigen Arbeiten berücksichtigen wollen, die sich im freien Tageslicht oder noch im Dämmerlicht der obersten Partien des Nestes abspielen und bei denen deshalb allein sie etwa von ihren Sehwerkzeugen Gebrauch machen könnten, sie für die Besorgung und Herbeischaffung aller Nahrungsmittel, für den Bau, die Erhaltung und Ausbesserung des Stockes, seine Verteidigung und vieles andere mehr zu sorgen.

Wenn also trotz all dieser vielen mannigfaltigen Tätigkeiten, welche die ☿☿ zu verrichten haben, sie wohl noch ziemlich stattlich ausgebildete Facettenaugen, aber sämtlich sehr stark rückgebildete oder gar rudimentäre Ocellen besitzen und endlich in vielen Fällen diese Organe vollkommen verloren haben, während die Geschlechtstiere und ganz besonders jene mit so wenig Instinkten ausgerüsteten ♂♂ neben größeren und leistungsfähigeren Facettenaugen so prächtig entwickelte Ocellen aufweisen, so muß man daraus wohl oder übel den Schluß ziehen, daß die Ocellen irgendeine Bedeutung für den Flug haben und daß das Aufgeben des Fluges ihre Rückbildung bei den ☿☿ verursacht hat.

Zur sicheren Tatsache wird diese Vermutung aber dadurch, daß wir bei all den Ameisen-♀♀ und -♂♂, die aus irgend welchen Gründen den Flug aufgeben, dann sofort auch eine Reduktion (*Tapinoma*-♀), ja fast durchweg sogar eine Rudimentation der Ocellen vorfinden, während nach wie vor die inneren Genitalien derselben genau so schön ausgebildet sind wie bei den anderen fliegenden ♂♂ und ♀♀ und auch die sonstigen Tätigkeiten der betreffenden Kasten noch dieselben bleiben wie sonst, nur daß hier eben zum Hochzeitsfluge nur noch das eine geflügelte Geschlecht wegfliegt und das andere ungeflügelte aufsucht. So gibt es viele Arten der Ponerinen, Dolichoderinen und Dorylinen, die ähnlich wie auch die sogenannten Mutillinen oder Bienenameisen nur noch flügellose ♀♀ besitzen, die dann äußerlich nur noch geringe Spuren von Ocellen oder, was die Regel ist, überhaupt keine mehr aufweisen. Eine gleiche Rückbildung der Stirnaugen, wenigstens nach ihren äußerlich sichtbaren Teilen, zeigen nun auch die Köpfe der beiden einzigen bekannten flügellosen Ameisen-♂♂, welche die nebenstehenden Textfigg. C¹ u. D¹ wiedergeben. Während davon das *Anergates*-♂, das wenigstens nach den Angaben von ADLERZ, nach dessen Zeichnungen beide Figuren genau kopiert sind, noch Flügelstummel besitzt, noch leidlich große Stirnaugen aufweist, zeigt das *Formicoxenus*-♂ Ocellen, die in ihrer Linsengröße ungefähr denen einer *Formica* ☿ entsprechen. Während im allgemeinen die ☿☿ bei der großen Mehrzahl aller Ameisenarten zwar keine Ocellen, aber doch gewöhnlich leidlich entwickelte Facettenaugen besitzen, gibt es nun auch eine Anzahl von Arten, die vollkommen unterirdisch leben und bei denen deshalb sekundär auch noch die Facettenaugen rudimentär geworden, die also vollkommen blind sind. Trotzdem sind aber auch hier wieder die Geschlechtstiere oder, da sie meistens gleichzeitig auch ungeflügelte und völlig blinde ♀♀ besitzen, wenigstens die ♂♂ neben wohlausgebildeten Facettenaugen mit prächtig entwickelten Ocellen ver-

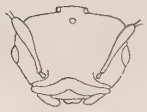


Fig. C¹.
Anergates atratulus SCHENK. ♂. Kopf nach ADLERZ (⁴/₅ des Originals).

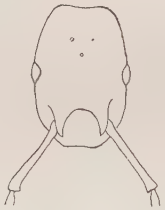


Fig. D¹.
Formicoxenus nitidulus NYL. ♂. Kopf nach ADLERZ (⁴/₅ des Originals).

sehen, Sehwerkzeuge, die also auch hier, da die blinden ♀♀ den Stock nicht verlassen, den fliegenden ♂♂ lediglich zur Orientierung während des Fluges dienen können. Es ergibt sich mithin, daß die Ocellen neben stark entwickelten Facettenaugen eine ganz bestimmte und notwendige Funktion bei der Orientierung während des Fluges besitzen müssen und daß das Aufgeben des Fluges regelmäßig eine Rückbildung derselben bis zum völligen Verlust hervorruft, während die Facettenaugen an Größe auch etwas verringert werden, aber doch immer noch in einer gewissen Größe erhalten bleiben.

Ein weiterer biologischer Unterschied zwischen den einzelnen Kasten, der für die Beurteilung der Ocellen sicherlich mit in Betracht kommt, besteht noch hinsichtlich des Wirkungsgebietes oder, um es anders auszudrücken, des jeweilig in Betracht kommenden Sehfeldes darin, daß bei allen geflügelten ♂♂ und ♀♀, die ja bei ihrem Flug ein fast unbegrenztes Gesichtsfeld haben, die Sehbreite eine verhältnismäßig sehr große sein muß, während der Horizont der ☿☿, deren Weg nur zwischen Gräsern und Steinen hindurch verläuft, ein ziemlich eng beschränkter ist. Und es ist ferner eine auffallende Tatsache, daß gerade diejenigen Arten, deren ☿☿, wie z. B. die *Formica pratensis*-☿☿, die sich oft weit von ihren Nestern entfernen und ziemlich behende auf ihren „Ameisenstraßen" geschäftig hin und her eilen, also wahrscheinlich noch einen relativ weiten Horizont besitzen müssen, noch die verhältnismäßig bestausgebildeten ☿-Stirnaugen aufweisen. Man muß daher annehmen, daß die Ocellen eine bestimmte Bedeutung haben für die Orientierung in einem weiten Gesichtsfelde, wie es beim Fluge notwendig ist, und daß die mit dem Aufgeben des Fluges im engsten Zusammenhang stehende Einschränkung des Horizontes die Rückbildung der Stirnaugen bei den ☿☿ verursacht, eine Rückbildung, deren Grad von der mehr oder weniger starken Einschränkung des Gesichtsfeldes abhängig ist.

Welche Rückschlüsse lassen uns nun diese Feststellungen auf die eigentliche Bedeutung und die Funktion der Ocellen ziehen?

Bis heute ist über das Wesen und die Bedeutung der Stirnaugen noch gar nichts Sicheres bekannt, und die Ansichten der einzelnen Forscher gehen darüber oft sehr auseinander. Wohl haben die verschiedensten Autoren versucht der Lösung dieser Frage durch experimentelle Untersuchungen näher zu kommen, Versuche, die im Grunde genommen alle darauf hinauslaufen das Verhalten von Tieren zu beobachten, denen man in dem einen Falle bald die

Ocellen, in einem anderen wieder die Facettenaugen durch Überstreichen mit lichtundurchlässigen Stoffen außer Funktion gesetzt, doch sind sie auf Grund dieser oft gewiß sehr sorgfältig ausgeführten Experimente zu den verschiedenfachsten Resultaten gelangt. So glaubt, um nur einige wenige herauszugreifen, Plateau aus seinen Versuchen den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Ocellen für die Gesichtswahrnehmung fast bedeutungslos und für die betreffenden Tiere daher nahezu wertlos sind (d'une utilité à peu près nulle). Seine Ansicht kann wohl nicht gut richtig sein, denn man wird gewiß nicht geneigt sein, ein Auge von einem Bau wie z. B. dem des *Formica pratensis*-♂ für ein fast wertloses Organ zu halten, und es wäre, wenn jene Ansicht richtig, auch gar nicht zu erklären, weshalb wir bei den Geschlechtstieren so stark entwickelte, bei den ☿☿ aber regelmäßig so kümmerliche und rückgebildete Ocellen finden. Andere Forscher, wie z. B. Réaumur, der Bienenvater Schönfeld u. A., kommen wiederum zu der Überzeugung, daß die Ocellen doch ein wichtiges Sehwerkzeug besonders beim Flug darstellen, und folgern daraus, daß sie etwa zum Sehen in die Ferne dienen möchten. Eine dritte Gruppe von besonders neueren Untersuchern, wie Forel, Buttel-Reepen u. A., kommt zwar auch zu der Anschauung, daß die Ocellen keine große Bedeutung haben, daß sie aber doch wohl dazu dienen mögen den Insecten beim Sehen in der Nähe von Nutzen zu sein.

Über die Funktion der Ocellen gerade bei den Ameisen finden wir nun außer einer kleinen mir leider nicht zugänglichen Bemerkung von Smalian ausführliche Angaben von Forel vor, der seine Anschauungen in einigen Thesen niederlegt, von denen ich hier nur folgende zitieren will: „Die Ocellen stellen ein sehr unvollkommenes Sehorgan dar und dürfen bei Insekten mit Fazettenaugen nur accessorische Bedeutung haben. Immerhin ist es möglich, dass sie dem Betrachten sehr naher Gegenstände in einer dunkeln Umgebung dienen, die Tatsache, dass sie besonders stark bei solchen fliegenden Insekten entwickelt sind, die komplizierte dunkle Nester bewohnen, scheint mir hierauf hinzudeuten. Die Ocellen wären dann als eine gewisse Ergänzung des Riechorgans anzusehen.“ Wäre nun diese Ansicht Forel's richtig, so müßte man folgerichtig erwarten, daß gerade die ☿☿, die wegen der bei allen ihren Hantierungen einzig und allein in Betracht kommenden oft ganz geringen Entfernung gerade Organe brauchen können, die zum Sehen in der Nähe dienen, prächtig entwickelte Ocellen be-

sitzen müßten, während in Wirklichkeit sie sämtlich stark rückgebildete oder überhaupt keine Stirnaugen aufweisen. Außerdem ist es ja bekannt, daß die ♂♂ und ♀♀ im Stock sich gar nicht selbst zu orientieren brauchen, sondern von den ☿☿ z. B. vor Beginn des Hochzeitsfluges auf die Oberfläche des Nestes geleitet, ja meist sogar mit den Kiefern dorthin getragen werden, so daß also für sie der Besitz eines zum Sehen in der allernächsten Nähe und in der Dunkelheit dienenden Organes überflüssig wäre und nicht die dennoch gewaltige Ausbildung der Stirnaugen bei ihnen erklären könnte.

Nachdem wir festgestellt haben, daß den Ocellen lediglich eine Bedeutung für den Flug, und zwar für das erweiterte Gesichtsfeld bei demselben, zukommt, liegt es wohl nahe eine richtigere Vermutung betreffs des Wesens und der Funktion der Stirnaugen dahingehend auszusprechen, daß sie zwar nicht als ein allein genügendes, sondern nur als ein die Funktion der Facettenaugen wertvoll ergänzendes Sehorgan aufzufassen sind, insofern als sie den Tieren ermöglichen, über die Sehbreite der letzteren hinaus noch eine weitere Strecke zu überschauen, also zur Orientierung, zum Sehen auf größere Entfernungen zu dienen als die Facettenaugen.

Lediglich als eine diejenige der Facettenaugen ergänzende ist dabei die Funktion der Ocellen deshalb anzunehmen, weil einmal die ersteren das physiologisch ganz unvergleichlich höher zu bewertende Organ darstellen, und weil andrerseits sich nie allein Ocellen, sondern stets bei gleichzeitiger Anwesenheit von Facettenaugen bei den Ameisen finden, während umgekehrt sehr viele Arten oder Kasten lediglich Facettenaugen allein besitzen. Ergänzt aber die Funktion der Stirnaugen nur die der Facettenaugen, so kann diese Ergänzung lediglich eine solche sein, daß die Ocellen zum Sehen auf eine größere Entfernung eingerichtet sind als die ersteren, da, wie bekannt, die Facettenaugen zwar auf die allernächste Nähe sehr scharf sehen, aber ihre Sehschärfe mit wachsender Entfernung sehr schnell abnimmt. Für die rasche Bewegung im Flug, das damit gewaltig erweiterte Gesichtsfeld und die Notwendigkeit jetzt über größere Strecken hin sich orientieren zu müssen, war es eben nötig, die Sehwerkzeuge der betreffenden Tiere auf ihre größtmögliche Leistungsfähigkeit zu steigern. Bis zu einem gewissen Grad ließ sich das erreichen durch die Vervollkommnung der Facettenaugen, indem diese durch Vergrößerung ihrer Facettenzahl bei gleichzeitiger Verkleinerung jeder einzelnen Facette leistungsfähiger

gemacht wurden, ein Verhältnis, wie es sich tatsächlich, wenn wir die Facettenaugen von ☿ einerseits und ♂ oder ♀ andrerseits vergleichen, bei den Ameisen vorfindet. Da diese Erweiterung der Sehbreite wegen der eigenartigen physiologischen Verhältnisse bei den Facettenaugen immer nur eine verhältnismäßig geringe sein kann, so war eben eine für den Flug so unbedingt notwendige stärkere Erweiterung der Sehbreite nur möglich durch besondere darauf eingerichtete Sehwerkzeuge, und solche stellen die Ocellen dar. Sollen die Ocellen wirklich einer derartigen Aufgabe gewachsen sein, so müssen sie trotz ihrer oft so unregelmäßig gestalteten Linsenformen doch imstande sein durch diese scharfe Bilder zu liefern. Es gelang mir nun dieses direkt nachzuweisen. Ich verfuhr dazu folgendermaßen. Das die Linsen der Ocellen enthaltende Stück der Stirnplatte löste ich vorsichtig von allen Weichteilen ab, füllte es nach innen zu mit einer stark verdünnten Glycerinlösung an, auf die ich dann ein dünnes Deckgläschen legte. Vermittels eines umgelegten Mikroskops, an dem ich auch den Beleuchtungsapparat entfernte, betrachtete ich nun durch die Ocellenlinse hindurch die verschiedensten Gegenstände, wobei ich mit dem Mikroskop die von den Ocellenlinsen entworfenen Bildchen vergrößerte. Ich konnte so feststellen, daß die Linsen von ♂ und ♀ von *Formica pratensis* scharfe und umgekehrte Bildchen der Gegenstände liefern, und glaube auch feststellen zu können, daß nur das Bild von weiter weg gelegenen Objekten in die Zone der Stäbchen fallen, alles übrige Nähergelegene aber erst hinter dieser ein scharfes Bild erzeugen dürfte, was also ein direkter experimenteller Beweis für die Annahme, daß die Ocellen zum Sehen auf größere Entfernungen eingestellt sind, wäre. Doch kann ich dieses letztere nicht mit aller Sicherheit behaupten, da es wegen verschiedener technischer Schwierigkeiten nie genau festzustellen war, wie breit die zu der herauspräparierten Linse jeweilig zugehörige Stäbchenzone an einer betreffenden Stelle gerade ist. Doch gedenke ich diese Versuche an besser geeigneten anderen Hymenopteren späterhin weiter zu verfolgen.

Alle unsere Befunde und die aus denselben gezogenen Rückschlüsse sprechen deshalb dafür, das Wesen und die Funktion der Ameisenocellen wie folgt anzunehmen:

Die Stirnaugen der Ameisen sind ein zwar nicht allein genügendes, wohl aber ein die Facettenaugen wertvoll ergänzendes Sehorgan. Während die Facettenaugen den Tieren ein scharfes Sehen in

der Nähe ermöglichen, dienen ihnen die Ocellen zur Orientierung auf größere Entfernungen, was besonders beim Flug notwendig ist. Mit dem Aufgeben des Fluges und der damit Hand in Hand gehenden Einschränkung des notwendigen Gesichtsfeldes tritt eine Rückbildung der Ocellen regelmäßig ein, die bei vielen Arten zum völligen Verlust dieser Organe geführt hat.

Literaturverzeichnis.

Adlerz, Gottfried, Myrmecologisca Studier I. Formicoxenus nitidulus Nyl., in: Öfvers. Svensk. Vet.-Akad. Förh., 1884.

—, Myrmecologisca Studier II. Svenska Myror och deras Lefnadsförhållanden, in: Bih. Svensk. Vet.-Akad. Handl., Vol. 11, 1886.

v. Alten, Hans, Zur Phylogenie des Hymenopteren-Gehirns, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46, 1910.

v. Buttel-Reepen, H., Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene, Leipzig 1900; auch in: Biol. Ctrbl., Vol. 20, 1900.

—, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903.

—, Über die Bedeutung der Stirnaugen und der Seitenaugen bei der Honigbiene, in: Bienenwirtsch. Ctrbl., 1903.

Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere, München und Leipzig 1883.

—, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. 7. Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886.

Demoll, Reinhard, Die Physiologie des Facettenauges, in: Erg. Fortschr. Zool., Vol. 2, 1910.

Emery, C., Die Gattung Dorylus Fabr. und die systematische Einteilung der Formiciden, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Syst., 1895.

Escherich, K., Die Ameise, Braunschweig 1906.

Exner, Sigmund, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig u. Wien 1891.

Forel, August, Les Fourmis de la Suisse, Lyon 1874.

—, Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes, in: Riv. Sc. biol., Vol. 2, 3, Como 1900—1901; auch deutsch als:

—, Das Sinnesleben der Insekten, München 1910.

Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879.

Grützner, P., Über das Sehen der Insekten, in: Jahrhft. Ver. vaterl. Naturkunde Württemberg, Jg. 63, 1907.

Hesse, Richard, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, 1901.

—, Das Sehen der niederen Tiere, Jena 1908.

—, Weitere Tatsachen, Allgemeines, in: Z. wiss. Zool., Vol. 27, 1909.

Holliday, Margaret, A study of some ergatogynic Ants, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Syst., 1903.

Jonescu, C. N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 38, 1909.

Karawaiew, W., Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64, 1898.

Link, E., Die Stirnaugen der hemimetabolen Insecten, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., 1909.

—, Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren, ibid., Vol. 27, Anat., 1909.

Lubbock, John, On some points in the anatomy of ants, in: Monthl. microsc. Journ., Vol. 18, 1877.

Müller, Johannes, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes der Menschen und der Thiere, Leipzig 1826.

Nassanow, N., Zur postembryonalen Entwicklung der Ameise Lasius flavus. Vorläufige Mitteilung (Russisch), in: SB. zool. Abt. Ges. Freunde Nat. Moskau, Vol. 1, 1886.

Patten, W., Studies on the eyes of Arthropods. I. Development of the eyes of Vespa, with some observations on the ocelli of some Insects, in: Journ. Morphol., Vol. 1, 1887.

Plateau, J., Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes, in: Bull. Acad. Sc. Belgique, 1888.

Radl, Em., Über rudimentäre Punktaugen bei den Tipuliden, in: Bull. internat. Acad. Sc. Prague, Sc. math. nat., 1906.

Redikorzew, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68, 1900.

v. Reitzenstein, W., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905.

Schmiedeknecht, Otto, Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena 1907.

Seiler, W., Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., 1905.

v. Sicherer, O., Die Entwicklung des Arthropodenauges, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 24, 1908.

Smalian, C., Altes und Neues aus dem Leben der Ameisen, in: Ztschr. Naturw., Vol. 67, 1894.

Weismann, August, Wie sehen die Insekten?, in: Deutsche Rundschau, Vol. 83, 1895.

Wheeler, W. M., An American Cerapachys, with remarks on the affinities of the Cerapachinae, in: Biol. Bull., Vol. 3, 1902.

Zavřel, J., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen (Stemmata) von Vespa, in: SB. böhm. Ges. Wiss. Prag, math.-nat. Kl., 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind bei der gleichen Vergrößerung von 435 : 1 (LEITZ' Öl-Immers. $^1/_{12}$, Ok. 0) gezeichnet und stellen, soweit nichts anderweitiges vermerkt, Sagittalschnitte durch den Medianocellus dar.

Tafel 1.

ce Gehirn
cg. s corneagene Schicht
ct Cuticula
hy Hypodermis
ir. oc occipitale Iris
ir. ro rostrale Iris
ne Neurilemm des Gehirns
no Nervus opticus
pgz Pigmentzone der Retina
rt Retina
rt. k Retinakerne
rt. st Stützzelle der Retina
st Stäbchen
stz Stäbchenzone

Fig. 1. *Formica pratensis* DE GEER, ♂, Medianocellus sagittal.
Fig. 2. — *pratensis* DE GEER, ♀ „ „
Fig. 3. — *pratensis* DE GEER, ☿ „ „
Fig. 4. — *sanguinea* LATR., ☿ „ „
Fig. 5. — *gagates* LATR., ☿ „ „
Fig. 6. *Lasius fuliginosus* LATR., ♂ „ „
Fig. 7. — *fuliginosus* LATR., ♀ „ „
Fig. 8. — *fuliginosus* LATR., ☿ „ „
Fig. 9. — *niger* L., ☿ „ „
Fig. 10. — *flavus* FABR., ☿ „ „

Tafel 2.

Fig. 11. *Camponotus ligniperdus* LATR., ♂, Medianocellus sagittal.
Fig. 12. — *ligniperdus* LATR., ♀ „ „

Fig. 13. *Myrmica rubida* Latr., ♂, Medianocellus sagittal.
Fig. 14. — *rubida* Latr., ♀ „ „
Fig. 15. — *ruginodis* Nyl., ☿ „ „
Fig. 16. — *rugulosa* Nyl., ☿ „ „

Tafel 3.

Fig. 17. *Myrmica rugulosa*, ☿, Medianocellus sagittal.
Fig. 18. — *rubida* Latr., ☿, Lateralocellus horizontal.
Fig. 19. — *laevinodis* Nyl., ☿, Medianocellus sagittal.
Fig. 20. — *laevinodis* Nyl., ☿ „ „
Fig. 21. — *rubida* Latr., ☿ „ horizontal.
Fig. 22. — *rubida* Latr., ☿ „ sagittal.
Fig. 23. — *rugulosa* Nyl., ☿ „ „
Fig. 24. *Tapina erraticum* Latr., ♀ „ „

Tafel 4.

ce Gehirn
ir. oc Anlage der occipitalen Iris
ir. ro Anlage der rostralen Iris
lg. s lentigene Schicht
mz Mesodermzellen
rt. s retinogene Schicht

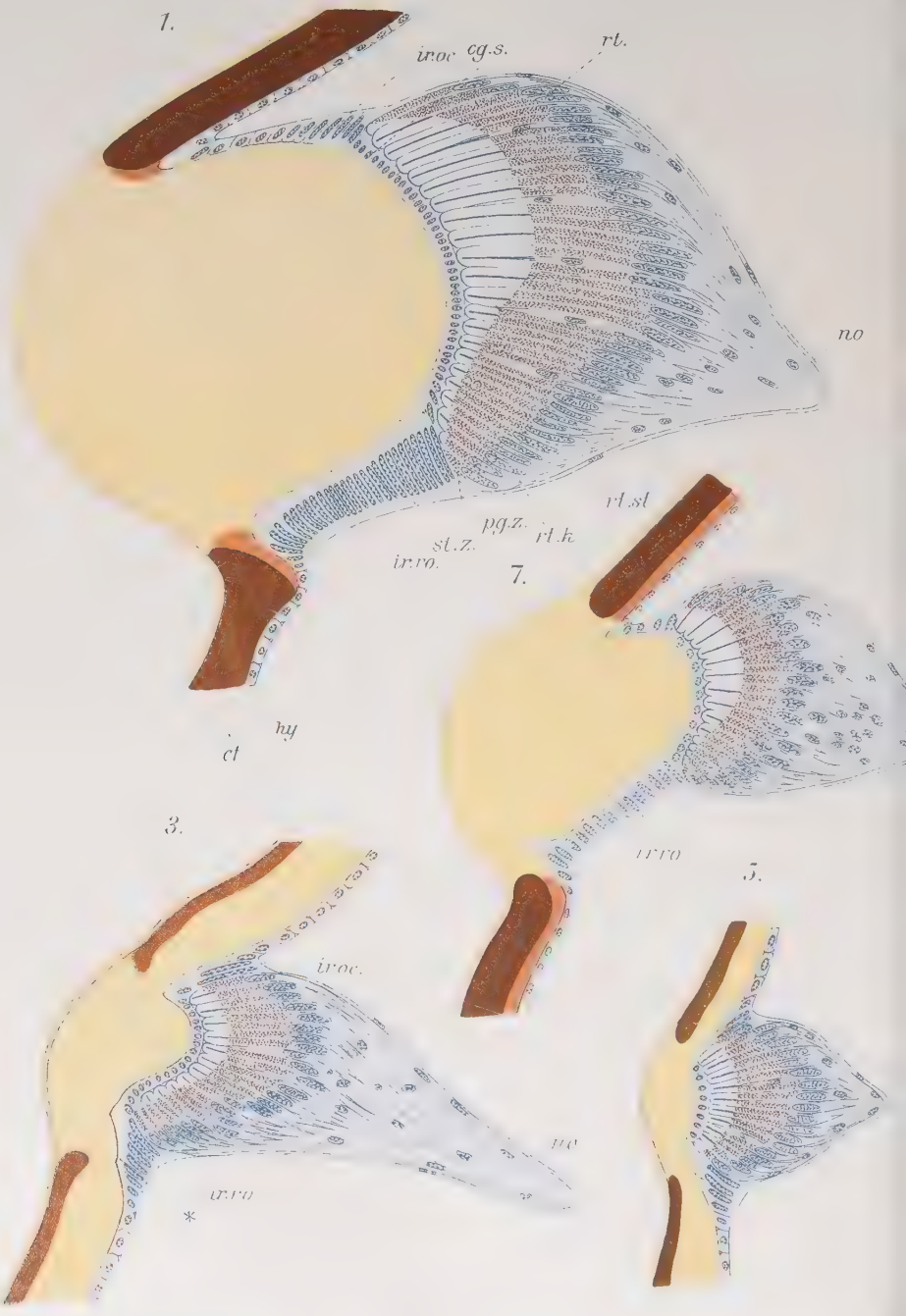
Fig. 25. Erste Anlage des Ocellus an der cerebralen Platte der Kopffalte von einer Larve von *Formica pratensis* de Geer ♂, und zwar aus dem Schnitt der Fig. Z entnommen. *ce. pl* cerebrale Platte. *ds. pl* dorsale Platte der Kopffalte. Sagittalschnitt. Mittlere Ocellenanlage.

Fig. 26. Dieselbe Anlage nach Eröffnung der Kopffalte, Trennung in zwei Kernschichten, Ausbildung der Mesodermzellenbrücke zwischen Gehirn und Anlage. Mittlere Ocellenanlage von *Formica pratensis* de Geer, ♂-Larve, dem Schnitt der Fig. A^1 entnommen. Sagittalschnitt.

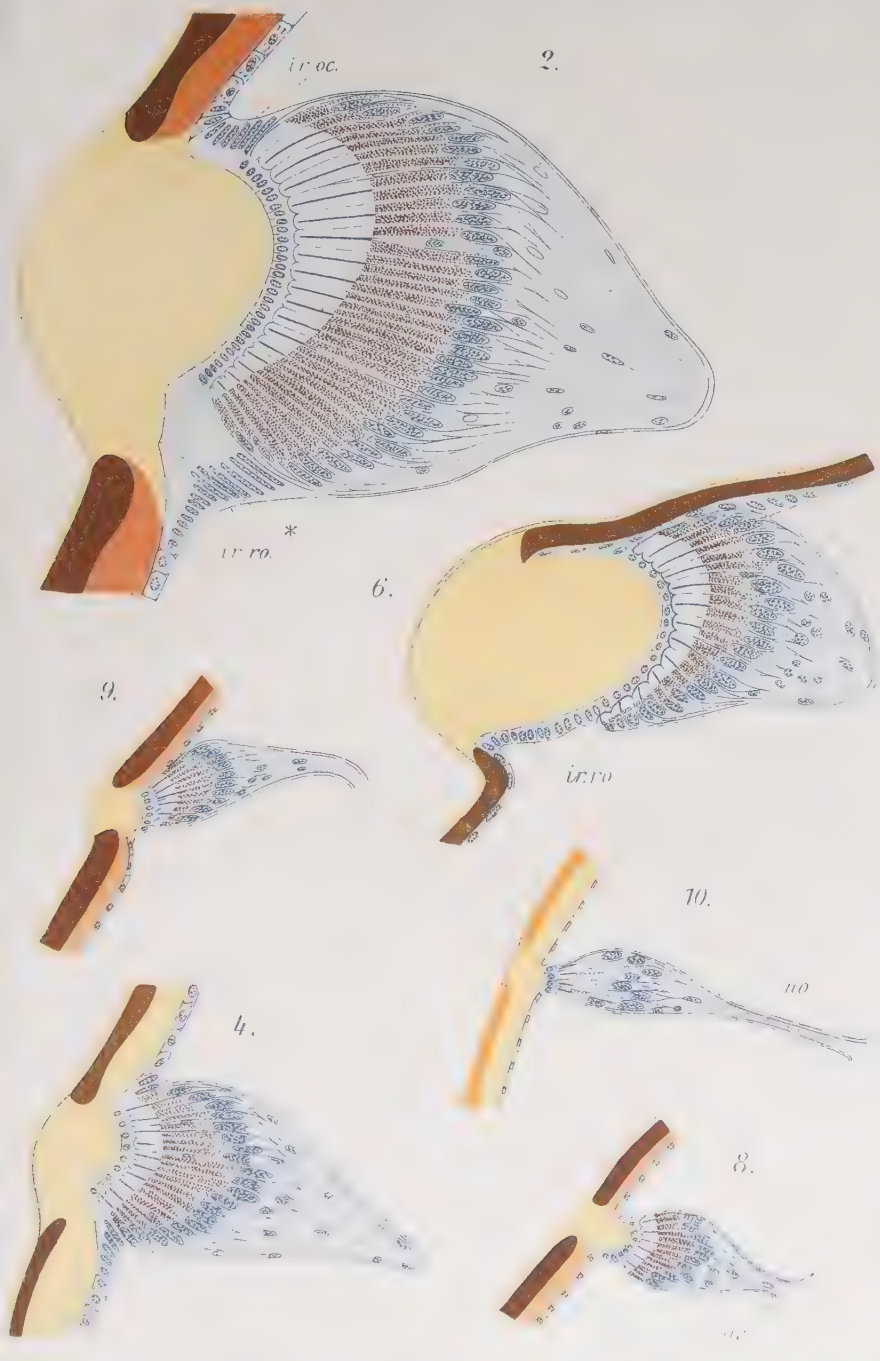
Fig. 27. Weiteres Stadium nach Verstreichen der Kopffalte, scharfe Trennung von lentigener und retinogener Schicht, Anlage der rostralen Iris und der Nerven. *Formica pratensis*-♂, junge Puppe, mittlere Anlage, Sagittalschnitt.

Fig. 28. Stark vorgeschrittenes Entwicklungsstadium, kurz vor Beginn der Linsenausscheidung. *Formica pratensis*-♂, Puppe mittleren Alters, Sagittalschnitte mittlere Anlage.

Fig. 29. Anlage des ☿-Ocellus (mittleren) aus einer *Formica pratensis* de Geer, ☿-Larve, Sagittalschnitt.



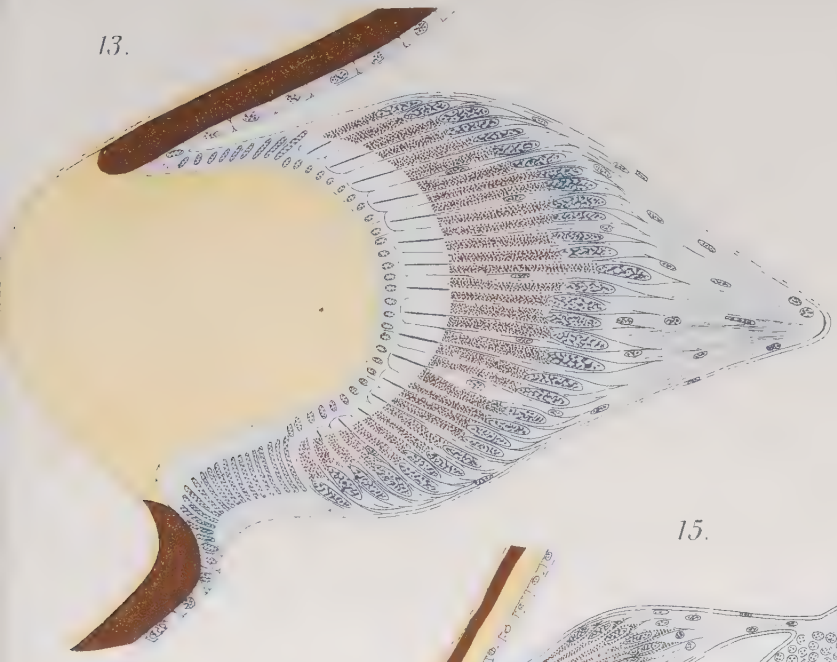
Verlag von G



Lith Anst v E A Funke Leipzig

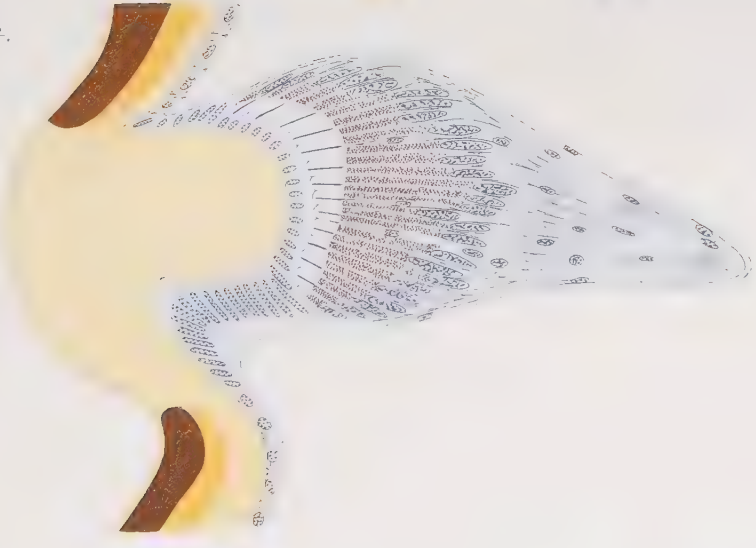
12.
ir. ro.
16.
ne
ce
11.

13.

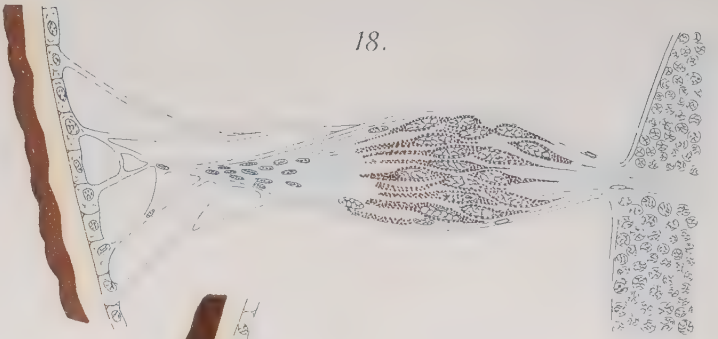


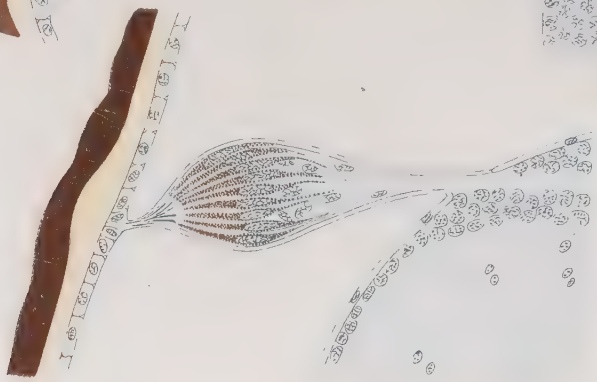
15.

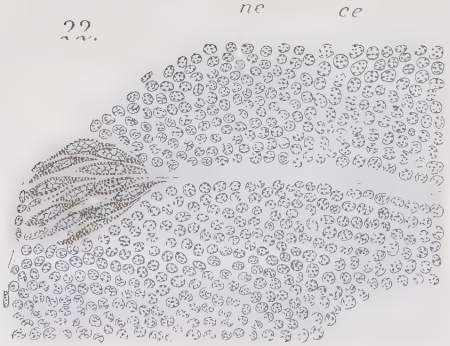
14.

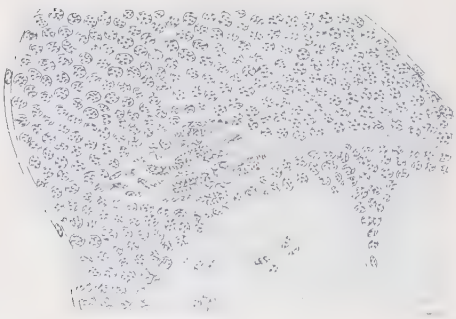


Lith Anst v E A Funke Leipzig







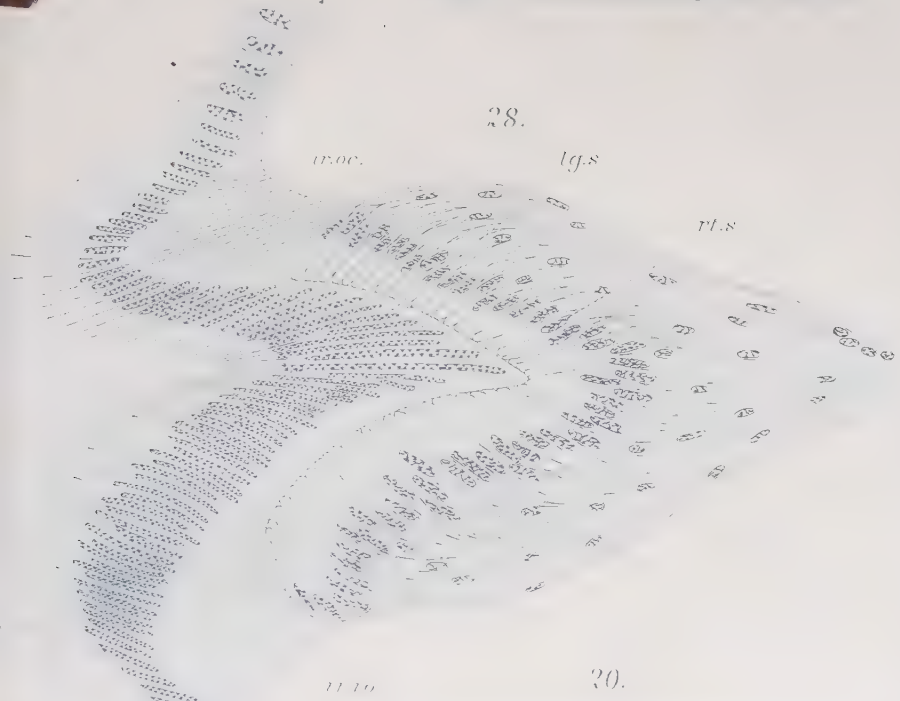


C Julius Caesar del.

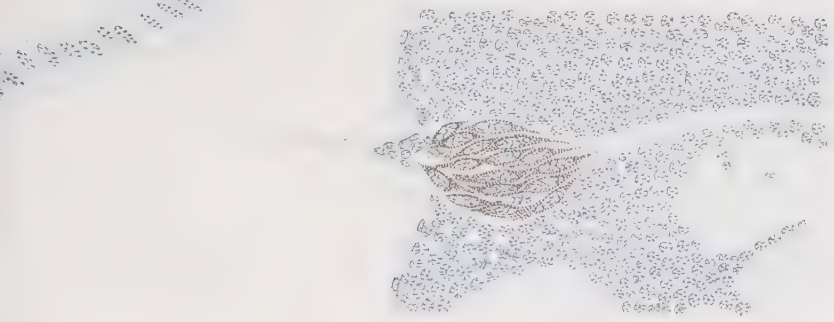
Verlag von

19.

28.



30.



n Jena

C. Julius Caesar gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S